ANNALES DE ZOOLOGIE ÉCOLOGIE ANIMALE

VOLUME 2 1970 TRIMESTRIEL NUMÉRO 1

ECOLE NATIONALE SUPÉRIEURE AGRONOMIQUE
Chaire d'Agriculture
GRIGNON

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

AZEA2.1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, PARIS-VII^e. Tél. : INV. 41-09.

Directeur général : J. BUSTARRET

Inspecteurs généraux : A. CAUDERON, G. DROUINEAU, R. FÉVRIER, P. MORNET, R. PÉRO

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : J. BUSTARRET

Annales agronomiques.

— M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie.
— S. HÉNIN, Chef du Département d'Agronomie.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

— R. MAYER, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes.

Annales de Phytopathologie.

— H. DARPOUX, Chef du Département de Pathologie végétale.

Annales de Zoologie - Écologie animale.

— E. BILIOTTI, Chef du Département de Zoologie.

Annales de Zootechnie.

— R. FÉVRIER, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
— A.-M. LEROY, Professeur honoraire à l'Institut national agronomique.
— A. RÉRAT, Directeur de la Station de Recherches sur l'Élevage des Porcs, C. N. R. Z

Annales de Technologie agricole.

— P. DUPUY, Directeur de la Station de Technologie des Produits végétaux, Centre de Recherches de Dijon, 7, rue Sully.
— A. GUILBOT, Directeur de la Station de Biochimie et Physicochimie des Céréales et de leurs Dérivés, C. E. R. D. I. A., le Noyer Lambert, 91 - Massy.
— G. MOCQUOT, Chef du Département de Technologie des Produits animaux.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique.

— A. FRANÇOIS, Chef du Département de Recherches de Nutrition.
— C. THIBAULT, Chef du Département de Physiologie animale.

Annales des Sciences forestières.

— P. BOUVAREL, Directeur de la Station d'Amélioration des Arbres forestiers, C. N. R. F.
— J.-P. CHESNEAU, École nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, 54 - Nancy.
— J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

— J. POLY, Chef du Département de Génétique animale.

Apidologie (Revue franco-allemande, coédition I. N. R. A. — Deutscher Imkerbund).

— J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91 - Bures-sur-Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

— P. MORNET, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales d'Hydrobiologie

— R. FÉVRIER, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
— C. THIBAULT, Chef du Département de Physiologie animale.
— R. VIBERT, Directeur de la Station d'Hydrobiologie continentale, 64 - Biarritz.

Recherches d'Économie et de Sociologie rurales.

— D. BERGMANN, Chef du Département d'Économie et de Sociologie rurales.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION :

Service des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78 - VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

Ann. Zool. Écol. anim., 1969, **1** (2), 127-147.

ERRATUM

A STUDY OF FLUCTUATIONS IN THE CITRUS BUD MITE POPULATIONS

M. STERNLICHT

Page 143, second upper line, read *Eryngiopus* sp. instead of *Czenspinskia* sp. n.
(Page 143, deuxième ligne du texte, remplacer *Czenspinskia* sp. n. *Eryngiopus* sp.)

ANNALES
DE
ZOOLOGIE
ÉCOLOGIE ANIMALE

VOLUME 2
1970

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle, PARIS-7e

ANNALES
DE
ZOOLOGIE
ÉCOLOGIE ANIMALE

VOLUME 2 1970 NUMÉRO 1

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle, PARIS-7e

Ann. Zool. Écol. anim., 1970, **2** (1), 5-23.

INFLUENCE DE QUELQUES FACTEURS SUR LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE L'APION DE LA LUZERNE (*APION PISI* L.)

Madeleine BERTRAN, J.-P. FABRE et P. JOURDHEUIL

Station de Recherches de Lutte biologique et de Zoologie,
Centre de Recherches d'Antibes
Institut national de la Recherche agronomique

RÉSUMÉ

Apion pisi L. est un ravageur endémique des cultures de Luzerne dans le sud-ouest de la France. A partir d'une analyse pluriannuelle de l'évolution numérique des différents stades de cet insecte, complétée par une étude expérimentale du développement, de la diapause imaginale et de la reproduction, les auteurs ont essayé de préciser l'influence respective de différents facteurs écologiques et notamment des conditions climatiques, sur la dynamique des populations.

INTRODUCTION

Parmi les nombreux insectes qui peuplent les cultures de Légumineuses fourragères du sud-ouest de la France et notamment de la région toulousaine, les espèces appartenant à la famille des *Curculionidae* constituent l'un des groupes les mieux représentés : les Phytonomes, *Hypera variabilis* HERBST, et *H. zoïlus* SCOPOLI vivent à tous les stades aux dépens du feuillage ; les Sitones, *Sitona flavescens* MARSCH, *S. hispidulus* FAB., *S. humeralis* STEPHENS et *S. puncticollis* STEPHENS, s'attaquent aux racines à l'état larvaire et consomment le feuillage à l'état imaginal ; enfin deux espèces d'Apions, *Apion pisi* F. et *Apion seniculus* KIRBY, sont respectivement inféodés aux bourgeons et à la tige durant leur développement préimaginal, les adultes étant phyllophages.

Cette relative abondance des Curculionides a déjà été mise en évidence dans différentes parties de l'Europe et notamment en Europe centrale et orientale par de nombreux travaux de faunistique réalisés sur divers peuplements de Légumineuses fourragères : SCHNELL (1955) en Allemagne, PETRIK (1963) en Yougoslavie, DESEO (1959-1960) en Hongrie, KOVACEVIC et BALARIN (1960) en Roumanie ; TANASIJEVIC

et TESIC (1962) en Serbie, POPOVA (1963) en Bulgarie ; sur luzernières, *A. pisi* qui est d'ailleurs signalé dans toute l'Europe paléarctique (GYORFFY, 1956), a été constamment capturé en quantité appréciable, souvent accompagné en Europe moyenne et orientale d'une espèce extrêmement voisine par sa morphologie et sa biologie, *A. aestimatum* FST. qui semble, par contre, absente en Europe occidentale.

Selon la bibliographie citée par DESEO (1965), *A. pisi* a été observé à l'état adulte sur de nombreuses espèces de Légumineuses appartenant aux genres suivants : *Genista, Cytisus, Ononis, Lathyrus, Sarothamnus, Medicago, Trifolium, Onobrychis, Vicia, Pisum, Phaseolus, Hedysarum, Ulex.*

En fait, les imagos semblent avoir un régime beaucoup plus oligophage : c'est ainsi qu'au laboratoire, les adultes élevés sur *Trifolium pratense* meurent sans s'alimenter, fait déjà signalé par SCHNELL (1955).

Jusqu'à présent les travaux se sont essentiellement limités à des observations de caractère qualitatif sur la biologie et les dégâts causés par cette espèce. Nous ne possédons pas de renseignements précis sur le niveau de population et ses différents facteurs de régulation. Même les données sur le cycle biologique sont vagues et parfois contradictoires : alors que la plupart des auteurs parlent d'un cycle monovoltin caractérisé par une très longue diapause imaginale de juin à septembre et une période de reproduction automnale et printanière, GIUNCHI (1952) signale, en Italie, deux générations successives. Par ailleurs, selon TANASIJEVIC et TESIC (1962) et DESEO (1965), la ponte serait essentiellement automnale alors que, selon LEHMANN (1933), LEHMANN et KLINKOWSKY (1942) et JANESIC (1955), c'est au printemps que se situerait le dépôt des œufs.

I. — LE CYCLE BIOLOGIQUE D'*APION PISI* DANS LA RÉGION TOULOUSAINE

A. — *Matériel et méthodes d'étude*

Le champ de luzerne sur lequel nous avons fait des prélèvements réguliers de 1964 à 1966 était situé dans la banlieue toulousaine et couvrait une surface d'environ 1 hectare. Nous l'avons arbitrairement divisé en cinq parcelles de surface sensiblement égale (4 parcelles situées en bordure du champ entourant une parcelle centrale). Dans chacune de celles-ci nous avons effectué, durant toute la période d'activité des Apions, des échantillonnages de population embryonnaire, larvaire, nymphale et imaginale. Ceux-ci étaient espacés d'une quinzaine de jours en période chaude, d'un mois au maximum en période froide.

Pour diverses raisons exposées dans une publication antérieure relative aux Apions du Trèfle (BERTRAN et JOURDHEUIL, 1968), nous avons utilisé le filet-fauchoir pour le prélèvement d'adultes ; cette méthode permet d'obtenir une appréciation assez fidèle des variations relatives du niveau de population sous réserve de se situer en dehors des périodes de coupe et d'opérer par temps relativement doux et ensoleillé. C'est ainsi que, pendant toute la période qui va de novembre 1964 à mars 1965, aucun facteur de mortalité n'étant intervenu de façon spectaculaire, les moyennes et les écarts par rapport à la moyenne des échantillonnages successifs réalisés par le même opérateur restent voisins les uns des autres (fig. 1 B).

A chaque prélèvement, une vingtaine d'individus étaient disséqués en vue de vérifier leur état de maturation sexuelle et la présence éventuelle de parasites imaginaux.

La méthode d'étude des stades immatures, étant donné que leur développement s'effectue en totalité à l'intérieur des bourgeons, consistait à récolter au hasard un nombre déterminé de tiges, chaque bourgeon étant ensuite disséqué au laboratoire en vue du dénombrement des œufs, des différents stades larvaires, des nymphes et des divers parasites inféodés à tel ou tel stade.

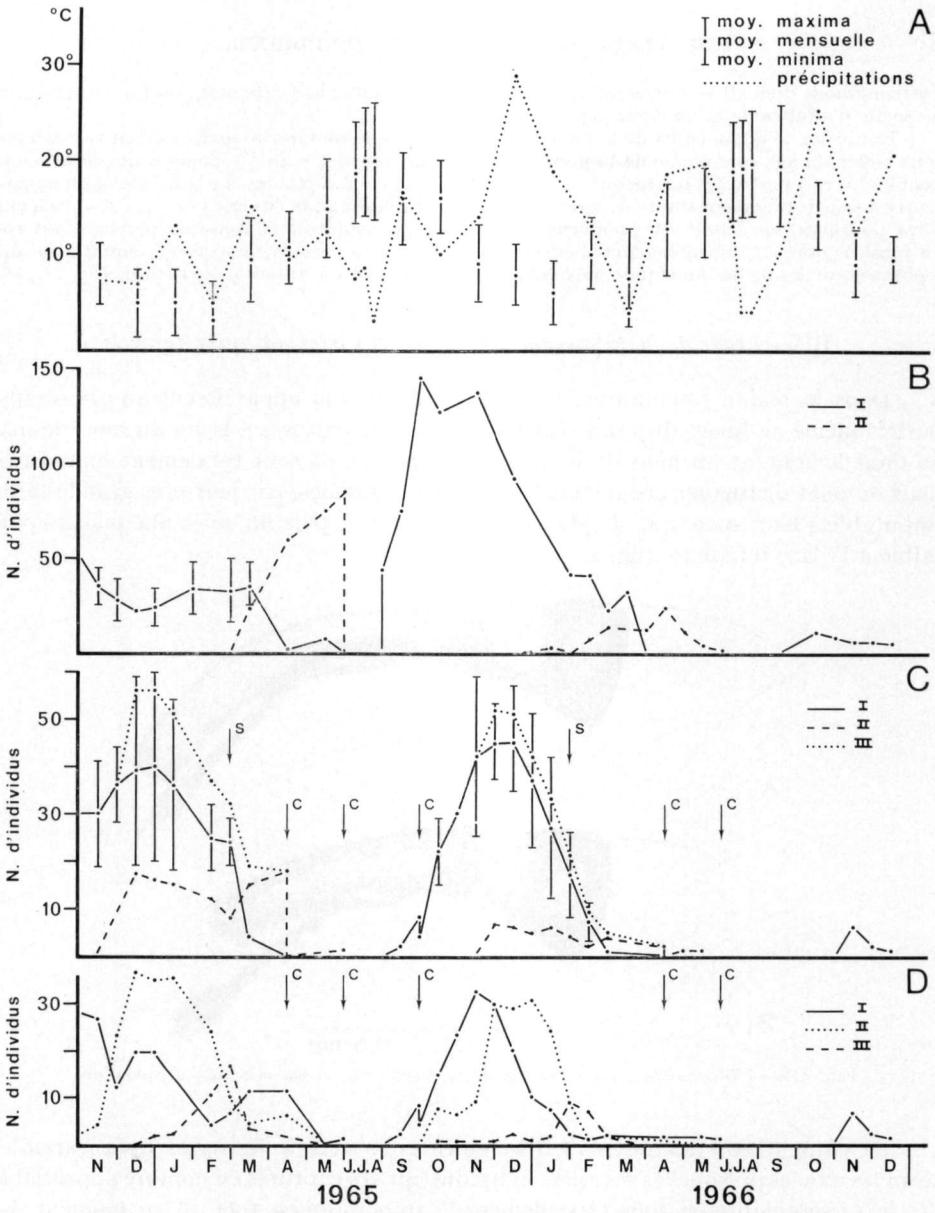


FIG. 1. — *Dynamique des populations d'*Apion pisi *observée de* 1964 *à* 1966 *dans un champ de Luzerne à Ramonville* (banlieue toulousaine)

A. *Moyenne des précipitations et des températures mensuelles dans la région toulousaine.*

B. *Prélèvements d'adultes* (moyenne pour 25 coups de filet fauchoir).
I. — Adultes en état de reproduction
II. — Adultes immatures

C. *Prélèvements des stades immatures* (nombre moyen d'individus obtenus sur 20 tiges). C = coupe — S = dernier prélèvement avant la sortie de la nouvelle génération d'adultes.
I. — Populations sur tiges d'automne
II. — Populations sur repousses
III. — Population totale

D. *Variation quantitative des différents stades au cours de la période de développement* (nombre d'individus sur 20 tiges).
I. — Œufs et larves des 1er et 2e stade
II. — Larves de 3e stade
III. — Nymphes

Cette méthode donnait en outre des indications sur la mortalité aux différents stades et sur le taux de sortie d'adultes de la nouvelle génération.

Étant donné qu'au cours de la mauvaise saison les tiges de luzerne se dessèchent rapidement sous l'effet du gel, une partie de la population se situe dans les jeunes repousses qui se développent en hiver à partir des bourgeons axillaires situés au pied des plantes. La proportion repousses-tiges est sensiblement constante de novembre à mars et s'établit aux environs de 75 p. 100 (72 à 76). C'est pourquoi, en dehors du prélèvement régulier et constant de 20 tiges par parcelle, soit 100 au total, il nous a paru nécessaire d'effectuer, durant cette période, une récolte simultanée des repousses sur lesquelles une étude particulière des populations d'Apions a été réalisée (fig. 1 C, D).

B. — *Étude de la succession des différents stades au cours du cycle*

Dans la région toulousaine, les jeunes adultes qui apparaissent au printemps, parfois même en hiver, disparaissent totalement des cultures à la fin du mois de mai ou dans le courant du mois de juin. A cette époque, ils sont totalement immatures mais on peut distinguer néanmoins les femelles des mâles, par leur plus grande taille imputable à leur rostre qui, de plus, est moins courbé, plus fin, avec une pilosité plus faible à la face inférieure (fig. 2).

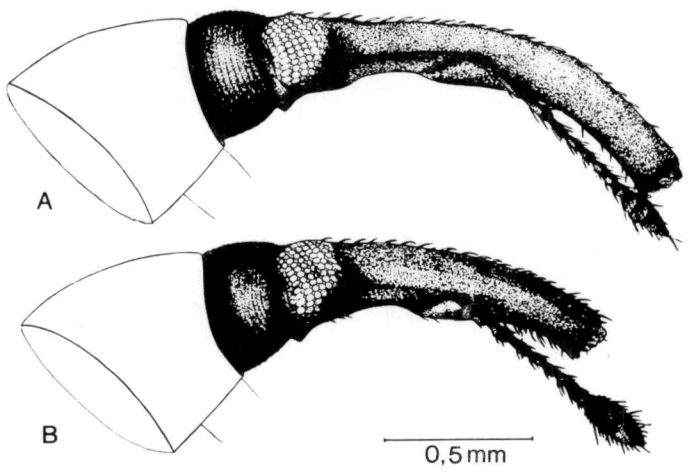


FIG. 2. — *Dimorphisme sexuel : rostres de la femelle* (A) *et du mâle* (B) *d'*Apion pisi

La réapparition des Apions sur les cultures se situe à des dates assez variables selon les années puisque les premiers individus ont été capturés en nombre appréciable dès le 14 septembre en 1965 et seulement le 16 octobre en 1966. A ce moment, les mâles possèdent des gonades mûres et s'accouplent fréquemment tandis que les femelles commencent seulement leur vitellogenèse. La réinfestation des cultures est progressive et le niveau de population n'atteint son maximum, en 1965, qu'au début du mois d'octobre, époque à laquelle la totalité des insectes est apte à se reproduire.

D'après les observations de terrain sur le niveau de population embryonnaire, complétées par des études de plein air sur des individus isolés, la ponte commence dès le mois de septembre pour se prolonger jusqu'à la première quinzaine du mois de juin. Les femelles déposent leurs œufs un à un à l'intérieur des bourgeons après avoir foré au préalable un trou à l'aide de leur rostre et effectué une rotation de 180°, l'axe de leur corps étant alors parallèle à celui de la tige et la tête dirigée vers le sol. La

localisation des œufs est fonction de la position des différents bourgeons sur la tige ; en effet, une analyse effectuée sur 1 500 tiges (y compris les repousses) a mis en évidence l'existence d'un préférendum de ponte au profit du bourgeon terminal.

Dans le sud-ouest de la France, la ponte a lieu principalement à l'automne et devient pratiquement nulle durant les grands froids pour reprendre ensuite avec une certaine intensité à partir du mois de mars. Jusqu'au mois de novembre, les œufs sont essentiellement déposés dans les bourgeons des tiges en cours de montaison (fig. 3). Mais, par la suite, du fait du dessèchement de ces organes par le gel, les pontes sont concentrées dans les repousses qui prennent le relais des parties détruites et constituent un aliment favorable au développement ultérieur de l'insecte.

FIG. 3. — *Morsure de ponte d'*A. pisi *dans un bourgeon de Luzerne*

Les fluctuations de population larvaire suivent avec un certain décalage chronologique celles des populations embryonnaires et c'est principalement au cours de l'automne et de l'hiver qu'a lieu l'ensemble du développement larvaire. Celui-ci comprend trois stades qui se distinguent notamment par la taille de leur capsule céphalique (mensurations effectuées sur un nombre global de 100 larves), (tabl. 1).

A la sortie du chorion, la jeune larve ne se déplace pas pour chercher sa nourriture ; elle reste dans la cavité de ponte et commence aussitôt à s'alimenter. Cette action spoliatrice entraîne la formation d'une loge creuse dont les parois sont constituées par les bractées les plus externes du bourgeon (fig. 4) ; les déchets forment, vers le haut, une cupule.

TABLEAU I

*Dimensions des capsules céphaliques des larves d'*A. pisi

	Largeur de la capsule céphalique (moyennes et intervalles en 100e de mm)		Longueur de la capsule céphalique (moyennes et intervalles en 100e de mm)	
L_1	22	(20-23)	22	(20-23)
L_2	33	(30-38)	36	(33-41)
L_3	47	(43-51)	53	(48-58)

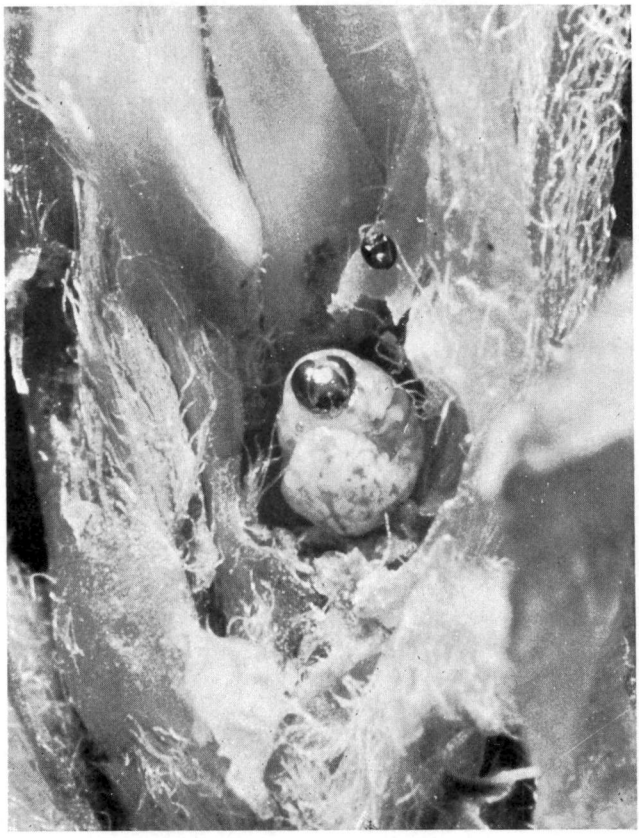


FIG. 4. — *Larve du 2e âge en cours de mue dans un bourgeon de Luzerne*

Dans la majorité des cas, on ne rencontre qu'une seule larve par bourgeon ; il est d'ailleurs exceptionnel que plusieurs œufs soient déposés dans le même organe;

dans ce cas, par suite de compétition alimentaire et spatiale, le développement n'arrive pas à son terme sauf si l'une des larves réussit à éliminer ses concurrentes.

Après la deuxième mue larvaire (passage au troisième stade), la larve passe tout d'abord par une phase d'alimentation bientôt suivie de l'édification, à l'intérieur du bourgeon, d'une coque lâche qui rappelle par plusieurs points la construction de la loge nymphale d'*Hypera variabilis* HERBST. (ARMENGOL, 1964) ; comme chez ce dernier insecte, on constate en même temps une hypertrophie des tubes de Malpighi suivie d'une régression qui correspond à l'arrêt de la sécrétion servant à la confection de l'abri.

A cet effet, la larve adopte un comportement très particulier qui peut se décomposer comme suit : dans un premier temps, elle courbe la partie antérieure de son corps et rapproche la tête de l'extrémité abdominale puis, avec ses mandibules, elle frotte la région anale qui émet alors une gouttelette translucide ; la larve la saisit, l'applique rapidement sur la paroi de la loge et l'étale soigneusement par des mouvements alternatifs de la tête. Au fur et à mesure du va-et-vient, l'insecte remonte sa tête vers le haut. La totalité de la loge nymphale se trouve ainsi tapissée avec cette sécrétion qui forme finalement une coque rigide et continue. Le temps d'édification est généralement supérieur à 6 heures et inférieur à 24 heures à 20°.

Cette coque va non seulement servir à la protection de la nymphe au printemps mais, au cours de l'hiver, elle forme un abri pour les larves en état de prénymphose. On constate, en effet, à cette époque, une accumulation de larves de troisième âge dont la proportion atteint, pour le mois de janvier, respectivement 71 p. 100 en 1965 et 82 p. 100 en 1966 de la population globale des stades immatures. Par contre, la population nymphale reste jusqu'à ce mois à un taux négligeable pour atteindre brusquement des proportions considérables en février (42 à 44 p. 100 sur vieilles tiges) et surtout en mars (72,2 à 100 p. 100 sur les mêmes organes).

En résumé, *A. pisi* a généralement un cycle annuel dont les caractéristiques sont les suivantes :

— période de diapause imaginale de type estival s'étalant du juin à septembre ;

— période de reproduction très étalée de septembre à juin ; la ponte se situant principalement à l'automne et les œufs étant d'abord localisés dans les bourgeons des tiges automnales, puis dans les repousses destinées à former la population végétale au printemps suivant ; c'est seulement dans celles-ci que le développement des stades larvaires peut causer des dégâts. L'infestation atteint surtout le bourgeon principal et a touché deux tiers des repousses en 1964-1965 et un tiers en 1965-1966 ;

— hibernation des stades immatures au dernier âge larvaire, la nymphose se manifestant soudainement en fin d'hiver.

Ces faits une fois acquis, si l'on compare néanmoins les fluctuations annuelles de l'ensemble des individus tant au stade larvaire qu'au stade imaginal, il apparaît des écarts très sensibles. C'est ainsi qu'en 1965-66, malgré une population imaginale supérieure en nombre à celles de 1964-65, le niveau larvaire reste sensiblement le même. Par contre, en 1966-67, on enregistre une chute brutale et spectaculaire des populations larvaires et imaginales. L'étude de différents facteurs tant climatiques que parasitaires permet en partie d'élucider de tels phénomènes.

II. — ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE L'INFLUENCE DES FACTEURS CLIMATIQUES SUR LE POTENTIEL BIOTIQUE

A. — *Influence de la température et de la photopériode sur la ponte d'*A. pisi

Nous avons vu que la reproduction d'*A. pisi* s'étend sur une très longue période durant laquelle les conditions climatiques varient dans de très larges proportions. Il était donc intéressant de préciser dans quelle mesure l'insecte supporte de telles variations de milieu et quelles en sont les conséquences sur des potentialités reproductrices.

A cet effet, nous avons mis en expérience des lots de 10 femelles élevées individuellement sur des bourgeons de luzerne renouvelés à intervalles réguliers. Ces lots ont été respectivement placés à 26°C, 8 heures d'éclairement journalier ; 26°/16 heures ; 20°/8 heures ; 20°/16 heures ; 15°/8 heures ; 15°/16 heures ; 8°/8 heures ; 8°/16 heures et dans les conditions naturelles. Ces femelles avaient été récoltées dans la nature au moment de la reprise d'activité automnale. Étant donné qu'il y avait un décalage entre le début de la ponte et la mise en expérience, décalage accentué par un tri rendu nécessaire en raison de la présence de nombreux parasites imaginaux, nous n'avons pu estimer la fécondité totale. Nous avons simplement établi, pour chaque lot, un rythme de ponte défini par le rapport entre le nombre d'œufs émis par chaque femelle à partir de la mise en expérience et le laps de temps nécessaire à cette émission.

On constate qu'à toutes les températures envisagées (exception faite pour 26° qui provoque à brève échéance une désorganisation des ovaires) on note une diffé-

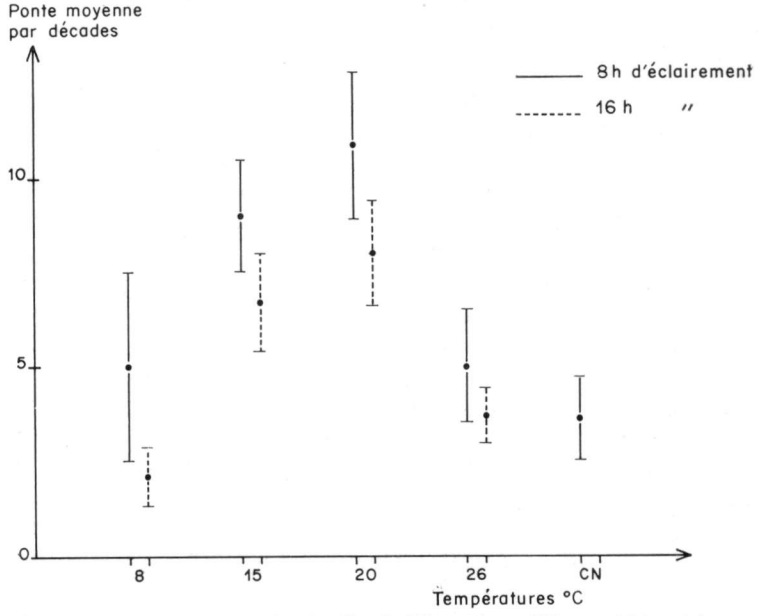


FIG. 5. — *Rythme de ponte des femelles à différentes conditions expérimentales et dans les milieux naturels*

rence entre le rythme de ponte des lots placés sous 16 heures de photopériode et ceux placés sous 8 heures (fig. 5). Analysée par le test de Fischer, cette différence est très significative à 20° et à 8°, significative à 15°.

A ces mêmes températures et photopériodes, la comparaison de la durée de la ponte à partir de la mise en expérience, met en évidence un allongement de la période de reproduction sous 8 heures d'éclairement dans la plupart des conditions de températures envisagées, soit respectivement :

23 jours et 19 jours en moyenne à 26°/8 heures et 26°/16 heures
63 jours et 50 jours en moyenne à 20°/8 heures et 20°/16 heures
117 jours et 80 jours en moyenne à 15°/8 heures et 15°/16 heures
116 jours et 150 jours en moyenne à 8°/8 heures et 8°/16 heures

Dans l'élevage maintenu dans les conditions naturelles la durée moyenne de la ponte a été de 117 jours.

Nous avons remarqué au cours de ces expériences que cet insecte était capable de pondre dans une très large gamme de températures : les limites supérieures dépassent 26°C, tandis que les limites inférieures se situent très nettement au-dessous de 8°C puisque des élevages réalisés à l'extérieur ont donné des pontes même durant les décades les plus froides de l'hiver où la température moyenne était voisine de 0° (minima : — 3,2° ; maxima : 3,3°) ; d'ailleurs cet insecte est apte à supporter à l'état imaginal des froids très rigoureux ; expérimentalement, les adultes exposés à — 5° résistent à de telles températures pendant plus de 8 jours ; certains survivent au bout de ce même laps de temps à — 10°. Cela est confirmé par les observations effectuées en milieu naturel : durant l'hiver 1964-1965, le niveau de population imaginale observé dans la nature n'a pratiquement pas varié de novembre à mars. Il n'en est pas de même durant l'hiver 1965-1966 bien que la moyenne des températures ait été plus élevée (fig. 1) ; en fait, cette chute prématurée de la population est essentiellement due à une accélération du développement et de la sortie des parasites imaginaux sous l'effet des conditions thermiques plus favorables.

Il apparaît, à la suite de ces résultats, qu'*A. pisi* est particulièrement bien adapté aux conditions naturelles hivernales. En effet, premièrement, les photopériodes courtes augmentent l'intensité de la ponte ; deuxièmement, les températures basses et modérées sont les plus favorables à la fécondité, leur effet inhibiteur sur l'intensité de la ponte étant compensé par leur effet bénéfique sur la longévité. Ce phénomène est encore souligné par la capacité de résistance de ces insectes à des gels sévères ainsi que par leur aptitude à pondre à des températures très basses, voisines de 0°C.

B. — *Influence de la température sur le développement*

Afin de faciliter les observations, l'étude du développement embryonnaire a été poursuivie sur des œufs retirés des bourgeons quelques heures après leur dépôt et placés dans des boîtes de Petri sur papier-filtre humide à différentes températures constantes.

Le développement post-embryonnaire a été suivi en élevant individuellement les larves sur des bourgeons isolés qui étaient périodiquement renouvelés et dans lesquels on forait au préalable une cavité d'un diamètre suffisant pour recevoir l'hôte.

Nous avons pu ainsi constater que le développement pouvait s'effectuer normalement dans une très large gamme de température, le seuil supérieur dépassant 26°C.

Pour tous les stades, la vitesse de développement est une fonction linéaire de la température ; toutes les droites convergent en un même point qui correspond à un seuil thermique théorique de l'ordre de + 1,5°C. Cependant, les pentes de ces droites étant différentes, on peut dire que l'action cinétique de la température s'accroît de l'œuf au deuxième stade larvaire puis décroît au stade nymphal et surtout au troisième stade larvaire (fig. 6).

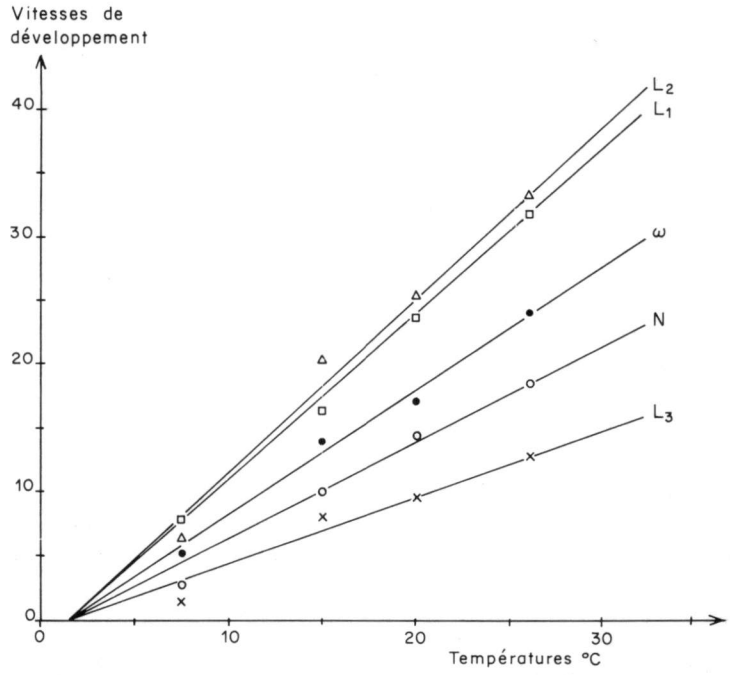


FIG. 6. — *Vitesses de développement des différents stades*

Ces résultats permettent d'appliquer la formule de la constante thermique qui donne respectivement :

Pour le stade embryonnaire une somme de	105	degrés-jours
Pour le premier stade larvaire une somme de ...	76	—
Pour le deuxième stade larvaire une somme de ..	74	—
Pour le troisième stade larvaire une somme de...	192	—
Pour le stade nymphal	133	—

Soit au total 580 degrés-jours avec un seuil thermique théorique de + 1,5°C. Ceci revient à dire que le développement, de l'œuf à l'adulte, exige 21 à 23 jours à 26°, 30 à 31 jours à 20°, 40 à 42 jours à 15°. Au-dessous de cette température, nous constatons en fait que la loi de la constante thermique ne s'applique que pour l'œuf et le premier stade larvaire. En effet, à une température de 8°C un ralentissement de développement apparaît dès le deuxième stade et s'accentue aux stades suivants ; la mue nymphale est alors très difficile à obtenir et la larve reste, en fait, en quiescence

à l'état prénymphal ; de même, le développement nymphal est anormalement lent aux températures basses (fig. 6).

Cette particularité, qui a déjà été observée chez d'autres insectes à développement hivernal (« Kaltbrüter » des auteurs allemands) tels que les Oscinies (LE BERRE, 1959) ou l'Altise du Colza (BONNEMAISON et JOURDHEUIL, 1954), explique pourquoi l'on constate dans la nature une accumulation de la population au stade prénymphal en cours d'hiver. Cette inhibition a pour résultat, tout d'abord, une homogénéisation des populations immatures au stade prénymphal et, en conséquence, dès qu'il y a une élévation suffisante des conditions thermiques, un déclenchement presque simultané des mues nymphales.

Cette règle, toutefois, ne s'applique pas à la totalité de la population : en effet, sur les repousses où la ponte se poursuit tout l'hiver le développement est beaucoup plus hétérogène et le phénomène de blocage moins net ; en outre, lorsque la ponte automnale commence précocement et que les conditions thermiques sont particulièrement favorables comme en 1965, on peut obtenir, avant l'apparition de la température-seuil, une somme de degrés-jours suffisamment importante pour que certains individus atteignent le stade imaginal dès le mois de décembre.

C. — *Influence de la température et de la photopériode sur la diapause*

L'étude du cycle biologique nous a montré que les jeunes adultes, une fois éclos aux mois de mai et juin, ne se reproduisent pas immédiatement mais présentent un arrêt d'activité et de reproduction jusqu'à l'automne suivant. Afin de préciser les modalités et le mécanisme de ce phénomène, nous avons soumis de jeunes adultes, au moment de leur sortie, à différentes conditions de laboratoire, soit respectivement 15°C et 8 heures d'éclairement et 15°/16 heures, 20°/8 heures, 26°/8 heures et 27°/16 heures.

La première série d'expériences a été réalisée en 1965 avec des individus immatures récoltés le 18 mai dans la culture, c'est-à-dire tout au plus âgés de quelques dizaines de jours. Neuf lots de 10 individus ont été placés dans ces différentes conditions. Divers facteurs d'hétérogénéité ont quelque peu gêné l'interprétation des résultats : d'une part la population naturelle renferme un pourcentage élevé de parasites imaginaux (*Microctonus* sp.) qui, en castrant totalement l'insecte, a rendu inutilisable une partie des individus mis en expérience. D'autre part, il semble y avoir au sein de la population une hétérogénéité génétique dans la manifestation de la diapause et c'est ainsi que, dans un même lot, les délais individuels de début de ponte peuvent varier du simple au triple.

Néanmoins, si l'on ne considère que les délais de ponte les plus courts obtenus dans chaque condition expérimentale, on obtient un ensemble de résultats concordants :

1. Le maintien à une photopériode longue, quelle que soit la température, semble interdire toute reprise de la reproduction, du moins chez les femelles, puisque, fin octobre, aucune ponte n'était enregistrée et que les individus disséqués présentaient des ovaires immatures (la spermatogenèse peut, par contre, se réaliser).

2. L'exposition à des photopériodes courtes permet, à toutes les températures étudiées, la maturation sexuelle et la ponte. Néanmoins il faut noter que les délais sont toujours importants et traduisent l'existence d'une diapause vraie qu'il semble

impossible de supprimer totalement. En outre, ces délais varient notablement en fonction de la température, les meilleurs résultats étant obtenus à 20° :

39 à 49 jours, soit 46 jours en moyenne à 20°/8 heures
59 à 74 jours, soit 67,5 jours en moyenne à 15°/8 heures
116 jours, à 26°/8 heures

Alors que, respectivement, 9 lots sur 9 et 7 lots sur 9 avaient pondu début août à 15 et 20°, un seul lot a donné des œufs courant septembre à 26°. Ce résultat à une température voisine de la létalité s'explique, ainsi que nous l'avons signalé antérieurement, par la désorganisation rapide de l'ovogenèse chez des femelles en état de reproduction.

Ainsi, il s'avère que la conjonction température élevée et photopériode longue constitue certainement le facteur inhibiteur essentiel de la reproduction en période estivale. Cette hypothèse a d'ailleurs été confirmée par les résultats de deux groupes d'expériences complémentaires.

Tout d'abord, en 1965, nous avons transféré à partir du 5/10 à 15°/8 heures un lot primitivement élevé depuis le 18/5 à 15°/16 heures ; deux mois après ce transfert, les femelles de ce lot atteignaient la maturité sexuelle alors que celles maintenues en photopériode longue restaient immatures.

Par ailleurs, en 1966, à partir de jeunes imagos récoltés début mars en éclosoir et élevés à 15°/16 heures, nous avons effectué des passages périodiques à 15°/12 heures. Dans les passages du 2/5 et du 1/6, les premières pontes ont été respectivement obtenues le 28/6 et le 5/7 ce qui montre que cette photopériode est presque aussi favorable que celle de 8 heures à l'élimination de la diapause et permet d'expliquer que, dans les conditions naturelles, la reprise de ponte ait lieu dès le mois de septembre.

Parallèlement, il est intéressant d'envisager le devenir des individus qui, dans certains cas, atteignent le stade adulte au début de l'hiver. Nous avons essayé de vérifier que ces insectes présentaient une diapause de même intensité que ceux qui apparaissent au printemps bien que leur développement ait eu lieu dans des conditions différentes. Les essais réalisés avec des individus récoltés en éclosoir courant décembre et soumis immédiatement aux mêmes conditions expérimentales que les lots de l'année précédente, soit 15°/8 heures et 16 heures, 20°/8 heures et 16 heures, 26°/8 heures et 16 heures, ont donné des résultats sensiblement analogues : c'est seulement dans des lots soumis à 8 heures d'éclairement que l'on a obtenu des femelles fécondes dans des délais de 47,7 jours à 20° et de 73 jours à 15°. L'état physiologique de ces insectes semble donc identique à celui des imagos de printemps. Néanmoins, les conditions climatiques qui sont alors très différentes de celles de la période estivale, doivent permettre, contrairement à celles-ci, une élimination relativement rapide de la diapause. Cette hypothèse a été confirmée par les résultats d'un élevage placé à l'extérieur dès le mois de décembre en même temps que les élevages précédemment cités et dont certains individus ont pondu dès la mi-avril. Il est donc très vraisemblable que les pontes tardives observées en mai et en juin, notamment celles de 1966, sont au moins en partie dues à des individus ayant fini leur développement post-embryonnaire avant l'hiver. Ceci pose le problème de l'existence éventuelle d'une deuxième génération partielle que nous allons étudier ultérieurement.

III. — INFLUENCE DE DIFFÉRENTS FACTEURS SUR LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS NATURELLES

Deux groupes de facteurs agissent sur la régulation des populations d'*Apion pisi* en dehors de toute intervention chimique. Il s'agit, d'une part, de facteurs indépendants de la densité de population tels que le mode de culture et les facteurs climatiques, d'autre part, de l'ensemble de l'action des divers parasites attaquant à des degrés différents tel ou tel stade de l'*Apion* et qui peuvent être directement liés au niveau de population de l'hôte.

A. — *Facteurs indépendants de la densité*

1. *Mode de culture.*

La Luzerne, étant dans le Sud-Ouest une culture pluri-annuelle, présente un milieu relativement constant. Néanmoins deux facteurs de variation interviennent : tout d'abord, la diminution de la population végétale d'année en année, diminution qui a été évaluée à 25 p. 100 après chaque hiver et qui entraîne certainement une modification de la densité numérique des hôtes. (Bien que ce phénomène n'ait pu être étudié isolément, il peut intervenir notamment dans la fluctuation observée entre le printemps 1965 et le printemps 1966). D'autre part, il ne faut pas mésestimer l'incidence des coupes sur les populations de ravageurs. En ce qui concerne *A. pisi*, insecte à cycle essentiellement hivernal, seule la dernière coupe d'automne et la première

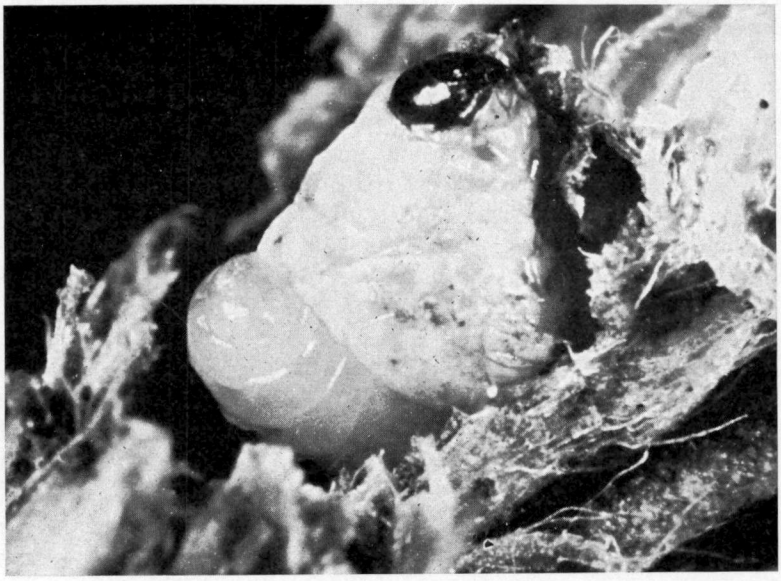


FIG. 7. — *Prénymphe d'*A. pisi *parasitée par* Trichomalus sp.

coupe de printemps interviennent sur le niveau de population. En automne, la coupe a lieu fin septembre, début octobre, c'est-à-dire à un moment où, généralement, les

Apions ont repris leur activité et ont commencé à pondre ; en 1965, la densité numérique des stades immatures équivalait, à cette époque, à un sixième du niveau maximum observé le 21-12 ; la population se trouvait entièrement à l'état d'œuf ou de larves du premier âge, donc incapable d'achever son développement sur des plantes desséchées. Cette récolte entraîne donc une perte importante de population ainsi qu'un retard dans le développement des stades immatures, retard limitant probablement les possibilités d'apparition d'une deuxième génération partielle en fin d'automne (fig. 8).

Au printemps, la première coupe intervient début mai et est sans effet sur la population larvaire hivernale qui a achevé son développement depuis plus d'un mois ; seules les pontes de printemps risquent d'être détruites ainsi que leur descendance mais leur importance numérique est faible (fig. 1 C, D).

2. *Facteurs climatiques.*

Ceux-ci agissent de façon directe en favorisant plus ou moins l'élimination de la diapause et en accélérant ou en ralentissant le développement des différents stades : en effet, nous avons vu, précédemment, comment l'action des basses températures hivernales provoquait une homogénéisation de la population en fin de développement, homogénéisation qui se répercutait sur la sortie des jeunes adultes au printemps. D'autre part, à l'automne, les conditions thermiques peuvent aussi provoquer des modifications dans le développement des jeunes larves. En effet, des températures automnales élevées favorisent le développement des stades immatures issus des premières pontes qui atteignent alors le stade imaginal à l'entrée de l'hiver. C'est ce qui s'est produit lors de l'automne 1965, la moyenne des températures ayant été plus élevée d'environ 3°C que celle de l'année précédente. La photopériode hivernale intervient alors sur ces jeunes adultes en favorisant l'élimination de la diapause. Inversement, la photopériode printanière et estivale inhibe jusqu'à l'automne la maturation sexuelle des adultes nés au printemps.

En d'autres termes, à côté du cycle monovoltin qui est l'apanage de la majorité de la population, les conditions climatiques d'automne peuvent être favorables à l'apparition d'une deuxième génération partielle à diapause hivernale et à reproduction essentiellement printanière. Cette deuxième génération est fort différente de celle décrite par GIUNCHI (1952) qui serait issue d'adultes printaniers ne présentant pas de diapause.

Les facteurs climatiques peuvent agir également sur la densité de population mais ceci d'une manière indirecte. En effet, nous avons souligné antérieurement qu'à tous les stades, l'Apion de la Luzerne était particulièrement bien adapté aux conditions climatiques qu'il rencontre ; les adultes résistent très bien au gel hivernal et le taux de mortalité dû à ce facteur est pratiquement nul durant cette période (par exemple durant l'hiver assez rigoureux de 1964-1965) (fig. 1 B) ; par ailleurs, ils sont aptes à se reproduire dans une très large gamme de températures, ce qui permet un taux de multiplication important. D'autre part, le développement embryonnaire et post-embryonnaire peut arriver à son terme sous des conditions thermiques très diverses ; le seuil supérieur n'est pratiquement jamais obtenu dans la région ; quant au seuil létal inférieur, il semble également se situer à des limites rarement atteintes par la température locale : on note encore 50 p. 100 d'éclosions sur des œufs main-

tenus 54 heures à — 10°C. De même, les larves de premier âge placées brutalement à — 10°C pendant 48 heures gardent toute leur vitalité.

En fait, c'est la plante-hôte qui s'avère beaucoup plus sensible au froid ; les tiges et les bourgeons sont rapidement desséchés par des gels même de faible intensité ; de ce fait, le ravageur se trouve brutalement privé de la nourriture dont il a besoin et occupe alors un habitat plus ou moins altéré. C'est ainsi qu'à partir du début du mois de décembre, on observe chaque année une mortalité larvaire au premier puis au deuxième stade et enfin au troisième stade quand la larve est encore en phase d'alimentation. La diminution de population due à cette mortalité larvaire est importante et sensiblement constante d'une année à l'autre. On constate en effet que, juste avant la période des éclosions imaginales, le niveau de population de l'ensemble des stades immatures est seulement égal à 57 p. 100 du maximum observé le 30-12 en 1964-1965 et à 58 p. 100 du maximum observé dès le 6/12 en 1965-1966 (compte non tenu de la mortalité prénymphale que nous examinerons ultérieurement) (fig 1 C). Étant donné la constance de cette mortalité naturelle due aux facteurs climatiques, elle ne semble pas pouvoir expliquer les fluctuations de populations observées entre les nouvelles générations imaginales du printemps 1965 et du printemps 1966 ; d'autres facteurs et essentiellement des facteurs parasitaires, interviennent.

B. — *Facteurs dépendant de la densité : action des parasites naturels*

Les populations immatures sont attaquées dans le Sud-Ouest par divers ennemis naturels, ce qui peut expliquer en partie la mortalité prénymphale ; ces différentes espèces entomophages ont été retrouvées en plus ou moins grand nombre au printemps et en été sur d'autres Curculionides inféodés aux Légumineuses et aux Crucifères ; *Apion pisi* pourrait donc constituer l'hôte d'hivernation. Il s'agit de :

1. *Triaspis obscurellus* NEES (*Braconidae*) retrouvé sur *Ceuthorrhynchus* sp. (Colza) dans la région parisienne et le Sud-Ouest ainsi que sur *Apion apricans* HERBST. et *A. trifolii* L. (Trèfle). C'est un endoparasite se développant dans les stades larvaires et prénymphal de l'hôte.

2. *Trichomalus rufinus* WALK. et *T. campestris* WALK. (*Pteromalidae*) vivant en ectoparasite aux dépens des prénymphes et des nymphes préalablement paralysées et en partie sucées par la femelle pondeuse (fig. 7). Ces deux entomophages ont été également retrouvés sur les Apions du trèfle précédemment cités.

La présence de ces deux *Pteromalidae* sur *A. pisi* a été décelée à deux époques différentes :

En 1965, c'est au printemps (29-4) que l'on note un fort pourcentage de parasitisme prénymphal et nymphal (21 p. 100 d'hôtes parasités) ; en 1966, par contre, la présence de *Trichomalus* sur *A. pisi* ainsi que celle de *Triaspis* est décelée dès la fin de l'année précédente jusqu'au mois de février. Des tiges récoltées le 13-12 et mises en éclosoir ont donné 82 p. 100 d'Apions adultes, 11 p. 100 de *Triaspis* et 6 p. 100 de *Pteromalidae* dans le cours des mois de décembre et de janvier. Le pourcentage de parasitisme s'accroît durant ces mois de 1 à 15 p. 100, ce qui reste faible par rapport à l'ensemble de la population. Or, il s'avère que le taux de mortalité prénymphale pratiquement nul durant l'hiver 1964-1965, atteint 40 p. 100 au début

février et même 70 p. 100 à la fin de ce mois en 1966. Cette mortalité qui abaisse sensiblement le niveau de population ne peut s'expliquer par l'action des facteurs climatiques (ceux-ci ayant été beaucoup plus rigoureux l'année précédente) mais

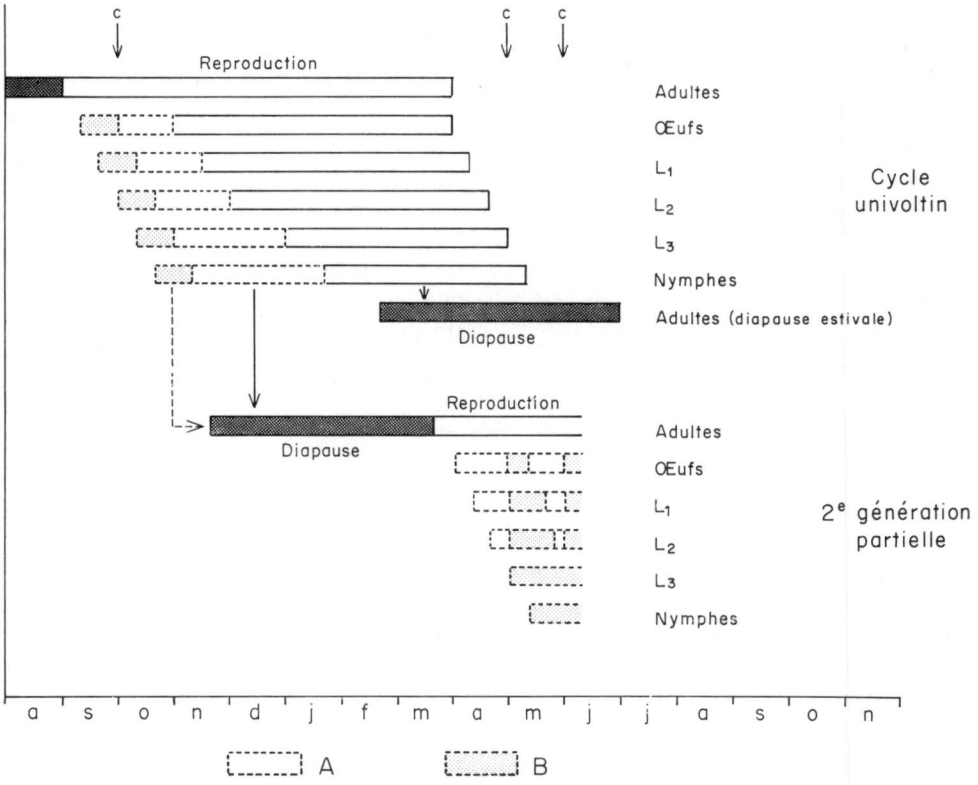


FIG. 8. — *Cycle d'*A. pisi *dans la région toulousaine* (1965-1966)
A. *Deuxième génération partielle*
B. *Population détruite par la coupe*

plutôt par l'intervention indirecte des entomophages ; en effet, il a été observé en laboratoire que les femelles de *Pteromalidae* s'alimentent très fréquemment aux dépens des hôtes qui leur sont présentés et ceci sans qu'il y ait obligatoirement dépôt ultérieur d'un œuf. Or il y a lieu de noter que, dans la nature, la mortalité non parasitaire des prénymphes coïncide avec la période d'activité des *Pteromalidae*.

Quoi qu'il en soit, l'influence de cette mortalité prénymphale sur le niveau de population est très nette et permet d'expliquer en partie le niveau assez bas des jeunes populations adultes, enregistré au printemps 1966.

Un deuxième facteur s'ajoute à l'action des parasites larvaires : en effet, les populations imaginales sont très fortement attaquées par une espèce de *Microctonus* (*Braconidae, Euphorinae*) vraisemblablement *Microctonus melanopus* RUTHE. Celle-ci a déjà été signalée et étudiée sur diverses espèces de *Ceuthorrhynchus* inféodés aux Crucifères (JOURDHEUIL, 1960). Sa biologie fera l'objet d'un mémoire ultérieur. Cet entomophage dont le cycle est parfaitement synchronisé avec celui de son hôte (*A. pisi*),

provoque la castration de ce dernier et fait preuve dans le Sud-Ouest d'une activité spectaculaire qui explique en grande partie la disparition totale de l'hôte au cours de l'année 1967-1968. En effet, le taux d'attaque enregistré sur les deux sexes au moment de la reprise d'activité des adultes à l'automne est passé de 50 p. 100 en 1964 à 80 p.100 en 1965 et à pratiquement 100 p. 100 en 1966.

CONCLUSIONS

Le cycle biologique d'*Apion pisi* dans la région toulousaine ne comporte normalement qu'une génération possédant les caractéristiques suivantes :

Les adultes présentent une diapause qui débute peu après leur apparition au printemps et dont la durée semble principalement conditionnée par l'existence d'une photopériode défavorable.

De ce fait, la maturation sexuelle n'intervient qu'à partir du mois de septembre tandis que la ponte s'étale jusqu'au mois de juin avec toutefois un maximum très net en période automnale.

L'existence, aux stades embryonnaires et larvaires, de possibilités de développement à de très basses températures alors que la mue nymphale est limitée par une température inférieure à 10°C, entraîne une accumulation progressive des prénymphes au cours de l'hiver avec l'apparition subite de mues nymphales au début du printemps.

Toutefois, soit que la ponte commence précocement à l'automne sans être interrompue par une coupe, soit que les conditions climatiques de l'automne soient favorables à un développement rapide, une partie de la descendance peut atteindre le stade imaginal dès décembre et donner naissance en fin de printemps à une deuxième génération partielle.

La population immature hiverne, en partie, dans les bourgeons des tiges qui se sont développées à l'automne et seront ultérieurement détruites par le gel, et en partie, sur les jeunes repousses qui constituent la future végétation de printemps. C'est essentiellement sur celles-ci que l'Apion est nuisible du fait de l'action spoliatrice de la larve sur les bourgeons terminaux qui entraîne leur destruction et par conséquent un retard au démarrage de la végétation printanière.

Par contre, l'action spoliatrice des jeunes adultes aux dépens du feuillage ne semble pas avoir autant d'importance que celle signalée par LEHMANN (1933), LEHMANN et KLINKOWSKY (1962) en Europe centrale.

Apion pisi semble particulièrement bien adapté aux conditions climatiques du Sud-Ouest, la reproduction et le développement pouvant se poursuivre dans une très large gamme de températures et les différents stades résistant particulièrement bien à des gels relativement accusés. Toutefois, du fait de l'extrême sensibilité au froid du végétal, il se produit chaque année une chute sensible du niveau des populations aux stades immatures. En dehors de cette action indirecte des facteurs climatiques, de nombreux facteurs d'ordre parasitaire interviennent. L'action de ces différents facteurs entraîne une régulation naturelle des populations d'*A. pisi*, sans aucune intervention humaine et limite périodiquement le niveau de population de telle manière que le taux de nuisibilité est alors très faible. Si une pullulation exceptionnelle venait à se présenter, des coupes effectuées au cours de l'automne (début

octobre et mi-novembre) suffiraient à détruire une grande partie de la population larvaire et à abaisser, de ce fait, considérablement le niveau de population imaginale dès le printemps suivant. Une telle mesure ne saurait empêcher la déprédation des jeunes repousses du fait des pontes déposées durant l'hiver mais limiteraient néanmoins les dégâts ultérieurs.

Reçu pour publication en novembre 1969.

SUMMARY

INFLUENCE OF SOME FACTORS ON THE POPULATION DYNAMICS OF *APION PISI* L.

In the south-west of France, *Apion pisi* L. has generaly one generation every year characterized, on the one hand, by the imaginal diapause, with estival type of which duration is mainly controled by photoperiod, on the other hand by a reproduction and development period going from autumn to spring and which is generaly interrupted in winter, especially by a quiescence at prenymphal instar. The existence of propitious thermic conditions in autumn can possibly give rise to appearance of a second partial generation.

This curculionid is particularly well adapted for the regional climatics particularities. By way of compensation the periodic disappearance of the food plant, wether after the cutting, or especially by frost acting, is responsible of the destroying of an important part of the embryonic and larval instars. Nevertheless the often spectacular annual fluctuations of the population level must be mainly ascribed to the action of oligophagus Hymenoptera and, in particular, to an imaginal parasite : *Microctonus melanoplus* RUTHE.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARMENGOL M., 1964. *Étude de la biologie d'*Hypera (Phytonomus) variabilis HERBST. (*Coléoptère.* Phytophagoidea-Curculionidae). Thèse de 3e cycle (non publiée), 55 pp., Faculté des Sciences, Toulouse.

BERTRAN M., JOURDHEUIL P., 1968. Bases écologiques de la lutte contre les Apions séminivores du Trèfle violet (*Trifolium pratense* L.). *Ann. Épiphyties*, **19**, 335-365.

BONNEMAISON L., JOURDHEUIL P., 1954. L'Altise d'hiver du Colza (*Psylliodes chrysocephala* L.). *Ann. Épiphyties*, **5**, 345-524.

DESEO K. V., 1959. Über die Schichtgebundenheit der Insekten. *Act. Zool. Acad. Sci., Hung.*, **5** (3/4), 319-329.

DESEO K. V., 1960. Über die Coleopteren der Bodenoberfläche in Klee- und Luzernenfeldern. *Opusc. Zool.*, Budapest, **3**, 125-136.

DESEO K. V., 1965. Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Morphologie von *Apion pisi* L. und *Apion aestimatum* FST. (*Coleoptera-Apionidae*). *Act. Zool. Acad. Sci. Hung.*, **11**, 237-251.

GIUNCHI P., 1952. Contributi alla conoscenza dell'entomofauna dell'erba medica. I. (Nota preventiva). *Boll. Ist. Entomol. Bologna*, **19**, 1-30.

GYORFFY J., 1956. Cickànyormànyosok *Apionidae. Fauna Hung.*, **10**, (3), 1-56.

JANEZIC F., 1955. Nekoja zapozanja kod *Apion pisi. Zastita Biljà*, **27**, 61-68.

JOURDHEUIL P., 1960. Influence de quelques facteurs écologiques sur les fluctuations de population d'une biocœnose parasitaire. *Ann. Épiphyties*, **11**, 445-658.

KOVACEVIC Z., BALARIN I., 1960. Beitrag zur Kenntnis der Coleopteren und Hemipteren Fauna des roten Klee und Luzerne (en yougoslave). *Zastita Bilja*, **57-58**, 163-175.

LE BERRE J. R., 1959. Hivernation et zero de développement chez l'Oscinie, *Oscinella frit* L. (Dipt. *Chloropidae*). *Symposium Prague, The Ontogeny of Insects*, 270-276.

LEHMANN H. C., 1933. Luzernenschädlinge. I. Rüsselkäfer : *Phytonomus variabilis* HERBST., *Sitona lineata* L. und *Apion pisi* F. *Z. Pflanzenkr. Pflanzensch.*, **43**, 625-638.

LEHMANN H. C., KLINKOWSKI M., 1942. Zur Pathologie der Luzerne. I. Die schädlichen Rüsselkäfer (*Curculionidae*). *Entomol. Beihefte*, **9**, 1-78.

PETRIK C., 1959. Schädlinge der Wiesen und Luzernefelder in der Voivodina dem südlichen Teile der pannonischen Ebene vom Stanpunkt der Biozönologie betrachtet. *Verh. IV. Int. Pflanzenschutz Kong.*, Hambourg (1957), **1**, 837-840.

POPOVA V., 1963. Mengenverhältnis der schädlichen Insekten an der Luzerne in Abhängigkeit von ihrem Alter (en bulgare). *Bull. Inst. Plant. Prot.*, Bulgarie, **5**, 101-113.

SCHNELL W., 1955. Synökologische Untersuchungen über Rüsselkäfer der Leguminose-Kulturen (Ein Beitrag zur Agroröokologie). *Z. angew. Entomol.*, **37**, 192-238.

TANASIJEVIC N., TESIC T., 1962. Resultati proucavanja razvica *Apion pisi* F. (*Coleoptera, Curculionidae*). *Zastita Bilja*. **69-70**, 115-124.

Ann. Zool. Écol. anim., 1970, **2** (1), 25-50.

HISTOLOGIE ET ACTIVITÉ SÉCRÉTOIRE DE L'INTESTIN MOYEN DES LARVES DE *PIERIS BRASSICAE* ET *GALLERIA MELLONELLA*. ÉVOLUTION AU COURS DE LA MUE LARVAIRE ET DE LA NYMPHOSE CHEZ *GALLERIA MELLONELLA*

G. PLANTEVIN et P. NARDON

Laboratoire de Biologie,
Institut national des Sciences appliquées, 69 - Villeurbanne

RÉSUMÉ

Dans ce mémoire, les auteurs traitent des points suivants :

— Détermination de l'âge des larves de *G. mellonella* : 4 critères sont retenus (poids, largeur de la capsule céphalique, pigmentation, activité).

— Structure histologique du mésentéron larvaire ; description des 3 types cellulaires (cellules cylindriques, caliciformes et de remplacement) et comparaison avec *Pieris brassicae*.

— Modalités de l'excrétion cellulaire. Il n'y a pas de différences fondamentales entre les 2 espèces (*Galleria* et *Pieris*). Les cellules cylindriques présentent tous les intermédiaires entre des sécrétions de type mérocrine et apocrine.

— Établissement de la chronologie précise des processus de rénovation au cours des mues larvaires et nymphale chez *G. mellonella*.

La discussion aborde les problèmes suivants :

— Histophysiologie des cellules intestinales ; les cellules caliciformes des insectes se distinguent nettement des cellules muqueuses des Vertébrés. Elles pourraient dériver des cellules cylindriques.

— Interprétation physiologique de la différenciation des cellules basales en cellules épithéliales digestives. Une hypothèse basée sur un double système génétique de contrôle est proposée.

INTRODUCTION

Les grands traits de l'histophysiologie de l'intestin moyen de *Galleria mellonella* sont connus depuis les travaux de Tchang-Yung-Tai (1929). Dans un mémoire plus récent, Przelecka (1963) s'est intéressée spécialement à la localisation des activités enzymatiques en liaison avec la digestion des lipides. Enfin, l'étude physiologique de la métamorphose au niveau du mésentéron a été abordée par plusieurs auteurs (Piepho et Holz, 1959 ; Piepho, 1963 ; Sehnal, 1968).

En ce qui nous concerne nous avons tenté de mettre au point un milieu convenable pour la culture de cet organe. Dans ce but, la croissance des cellules de remplacement lors de la formation de l'intestin pronymphal et le maintien de l'activité enzymatique, nous ont paru être des tests commodes et fidèles (PLANTEVIN, NARDON, LAVIOLETTE, 1967). La mise au point d'un tel milieu devrait constituer un excellent outil tant pour l'étude de la fonction digestive que pour l'analyse des phénomènes hormonaux conduisant à la transformation de l'intestin larvaire en intestin pronymphal et nymphal.

Il s'avère donc nécessaire de disposer de critères aussi précis que possible afin de pouvoir comparer les aspects de l'intestin *in vivo* et en culture. Notamment il nous est apparu que la structure du mésentéron varie beaucoup en fonction de l'âge des larves. TCHANG-YUNG-TAI a noté ce phénomène mais n'en a pas toujours établi la chronologie précise. D'autre part, cet auteur ne disposait pas de techniques histologiques et histochimiques aussi spécifiques que celles qu'on peut actuellement employer, si bien que nombre de ses affirmations méritent d'être complétées ou corrigées. Nous avons donc entrepris ce travail afin d'établir :

— des critères précis permettant de connaître l'âge des larves ;

— les différentes modalités de l'activité sécrétoire. A cet effet, il nous a paru souhaitable de comparer les chenilles de *Galleria mellonella* avec celles de *Pieris brassicae* dont la structure histologique, typique des Lépidoptères, est infiniment plus simple ;

— l'évolution chronologique des remaniements intervenant au cours de la 4^{e} mue larvaire ;

— l'évolution histologique et la chronologie précises au cours de la métamorphose.

— enfin, nous avons abordé dans la discussion le problème de la différenciation et de la parenté des 2 types cellulaires digestifs : cellules cylindriques et cellules caliciformes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I. — ÉLEVAGES

A. — *Galleria*

Les larves issues d'un élevage de masse, sont suivies à partir du 3^{e} stade en élevage individuel. L'élevage de masse est réalisé de la façon suivante : 10 couples d'adultes éclos depuis 48 heures sont mis à pondre dans un bocal de verre contenant cire et pollen et fermé au moyen d'un couvercle grillagé. Après 12 heures ou 24 heures suivant les cas, les adultes sont retirés. La température de 27,5° retenue pour l'élevage nous permet d'obtenir trois semaines plus tard un grand nombre de larves en fin de troisième stade. Les chenilles sont alors réparties individuellement dans des tubes de verre renfermant cire et pollen et bouchés par un tampon de coton cardé. Ces élevages individuels sont surveillés matin et soir. Dans ces conditions notre souche présente 5 stades larvaires distincts bien visibles.

B. — *Pieris*

Les chenilles ont été ramassées dans la nature et maintenues quelques jours seulement au laboratoire sur feuille de chou.

II. — Fixation — Coloration

A. — *Fixation*

C'est une étape essentielle de l'étude et elle conditionne l'emploi ultérieur du colorant. Les intestins moyens sont prélevés par dissection dans du liquide de Yeager et plongés immédiatement dans le fixateur. Pour les études de topographie générale il est commode d'utiliser le Bouin alcoolique (8 heures), parfois même en surfixation, ou le BMN (12 à 24 heures), formule dérivée du Bouin qui supprime au contraire les images de rétraction et ne durcit pas les pièces (1). Pour l'étude de l'activité sécrétoire il est nécessaire d'employer le liquide de Helly (4 à 12 heures). Il conserve seul en effet de nombreux complexes protéiniques à caractère essentiellement basique, que dissolvent les autres fixateurs. D'autre part la réaction de PAS pour les fractions saccharidiques, le plus souvent négative après fixation au Bouin, devient intensément positive après l'emploi du Helly.

B. — *Coloration*

1. *Colorations générales.*

Pour la topographie générale, nous avons utilisé 2 colorations mises au point au laboratoire et qui permettent de distinguer parfaitement les 2 types de cellules digestives et leurs différentes inclusions.

a) *R. P. H.* (Rouge ponceau-Bleu de Heidenhain).

Il s'agit d'une formule dérivée de l'azan de Heidenhain où l'azocarmin est remplacé par le rouge ponceau S en solution acétique à pH 2,9. On obtient ainsi des colorations plus spécifiques et plus rapides (2). Le RPH est en fait un trichrome car le rouge ponceau S ne masque pas l'orangé G contenu dans le bleu de Heidenhain. Des très nombreux essais qui ont été effectués au laboratoire, nous déduisons que la coloration rouge vif due au ponceau caractérise essentiellement des protéines de type basique, liées ou non à des acides nucléiques (ADN pour le noyau et ARN pour le cytoplasme). La coloration jaune due à l'orangé G met en évidence un autre type plus rare de protéines à caractères basiques qui sont souvent, par ailleurs, vivement fuchsinophiles (fuchsine acide). La coloration bleue due au bleu d'aniline caractérise certaines protéines acides (bleu intense) ou des fractions saccharidiques (bleu très pâle). On peut obtenir également avec le RPH des teintes intermédiaires au niveau de certains complexes intéressant des mélanges de protéines.

b) *Fast green-Safranine.*

Cette coloration topographique a également été mise au point au laboratoire. Il s'agit du fast-green à 1 p. 1 000 à pH 7,0 utilisé de préférence à froid (15 mn) et régressé ensuite par la safranine phéniquée à pH 2,4. Cette coloration, très délicate d'emploi, donne de magnifiques images des bordures striées, des cellules caliciformes (en vert) et des complexes ribonucléoprotidiques des cellules cylindriques (en mauve foncé). Il est absolument nécessaire de réduire les lavages au minimum, de déshydrater à l'alcool butylique tertiaire et de monter dans une résine synthétique.

2. *Réactions particulières.*

a) *Fraction protéinique.*

— Tétrazoréaction de Danielli pour la mise en évidence des protéines en général.
— Réaction de Lison-Pinheiro au Diméthylaminobenzaldéhyde (DMAB) pour la recherche du tryptophane.
— Coloration d'Altmann à la fuchsine acide régressée au Vert de méthyle pour l'étude des grains de sécrétion. Ceci afin d'établir des comparaisons avec les résultats de Tchang-Yung-Tai.

b) *Fraction saccharidique.*

— Réaction à l'acide périodique Schiff (PAS) pour la recherche des polysaccharides neutres.
— Réaction au PAS et digestion à l'amylase pour la mise en évidence du glycogène.

(1) Vingt ml de solution mère d'acide picrique à 0,67 p. 100 dans l'alcool à 80° + 5 ml de formol neutre + 2 ml d'acide acétique pur + 20 ml d'eau distillée.

(2) Colorer à température ordinaire de 3 à 6 mn dans le rouge ponceau. Rinçage rapide. Mordançage 30 mn à l'acide phosphotungstique à 5 p. 100. Puis coloration au bleu de Heidenhain non dilué, de 10 à 20 mn en surveillant la progression.

— Bleu alcian à pH 2,5 ou métachromasie au bleu de toluidine à 1 p. 1 000 à pH 4,2 pour la recherche des mucines acides.

— Réaction mixte bleu alcian-PAS pour la mise en évidence simultanée des 2 groupe principaux de polysaccharides.

c) *Acides nucléiques.*

— Réaction de Feulgen pour l'ADN.

— Bleu de toluidine et digestion à la ribonucléase (A grade de Calbiochem en solution à 0,2 p. 1 000 dans l'eau distillée à 37°C) pour la recherche de l'ARN.

d) *Activités phosphatasiques et estérasiques.*

Des essais préliminaires ont été conduits par incubation des mésentérons *in toto* dans le mélange β-naphthyl-phosphate ou β-naphthyl acétate et diazo blue B selon la technique de MARTOJA.

RÉSULTATS

I. — DÉTERMINATION DE L'AGE DES LARVES DE « GALLERIA »

Une grande habitude des élevages permet de repérer les différents stades par simple examen visuel. Cependant il est indispensable de s'assurer de quelques critères précis dès qu'on veut entreprendre une étude dynamique et notamment prévoir l'apparition des mues. Nous en avons retenu 4 dont 3 ont déjà donné lieu à une observation antérieure (BOUCLY-URISON, 1951).

A. — *Le poids*

Les larves en fin de 3e stade pèsent en moyenne 23 ± 5 mg. Le 4e stade dure 4 à 4,5 jours avec des extrêmes allant de 3 à 5 jours. Au cours de ce stade le poids augmente régulièrement et atteint constamment son maximum, 24 à 36 heures avant l'exuviation : 60 ± 10 mg. En fin de 5e stade, au début du filage, soit 5,5 jours environ après la mue, le poids est alors de 210 ± 40 mg.

Il est donc facile de distinguer les 3 derniers stades par leur poids, à condition toutefois d'éliminer les cas litigieux.

L'isolement des larves en fin de 3e stade permet de connaître leur âge. Mais, étant donné les variations possibles de 2 jours de la durée d'un stade, il est nécessaire de disposer d'autres critères pour prévoir le déclenchement des mues.

B. — *Largeur de la tête*

Quel que soit le stade, l'examen biquotidien des larves isolées montre qu'au début du stade la capsule céphalique a la même largeur que le prothorax. Au contraire à partir de 36 heures environ avant la mue, ce dernier apparaît nettement plus large. Cette différence de largeur s'accentue jusqu'au moment de l'exuviation.

C. — *Pigmentation du tégument*

Le tégument larvaire, très blanc, immédiatement après la mue se pigmente légèrement d'abord au niveau de la tête, du thorax et des derniers segments abdominaux. Après 10 à 15 heures il devient au contraire très foncé. Puis la teinte s'éclaircit progressivement jusqu'à l'approche de la mue suivante.

D. — *Localisation et activité*

Les larves, très actives dès les premières heures qui suivent l'exuviation se trouvent dans la cire et se nourrissent abondamment. Mais 24 heures environ avant la mue elles filent un fin cocon transparent, ouvert aux deux extrémités. Leur activité diminue et 10 heures avant la mue les larves ne bougent pratiquement plus. Dans les toutes dernières heures avant l'exuviation des contractions plus ou moins espacées viennent troubler cette immobilité.

Par l'ensemble de ces critères on peut aisément connaître le stade au moyen du poids, le temps écoulé depuis la dernière mue par la coloration et l'approche de l'exuviation suivante (tête étroite, présence du cocon, arrêt de l'augmentation de poids, réduction de l'activité).

II. — Structure histologique du mésentéron larvaire

A. — *Structure générale* (fig. 1 Pl. I et 8 Pl. II)

1. Le mésentéron des chenilles, aussi bien chez *P. brassicae* que chez *G. mellonella*, apparaît en coupe transversale comme formé d'un épithélium intestinal reposant sur une basale (fig. 1 et 8). Celle-ci est constituée de mucopolysaccharides neutres et de protéines acides.

2. A l'extérieur de la basale on trouve une gaine musculo-conjonctive beaucoup plus développée chez *Galleria* (fig. 8) que chez *Pieris* (fig. 1). Chez cette dernière on reconnaît la présence de faisceaux musculaires longitudinaux externes et de faisceaux circulaires internes (fig. 1).

3. L'épithélium intestinal de *P. brassicae*, caractéristique des Lépidoptères est d'un type simple. Il est constitué d'une seule couche de cellules régulièrement alignées, de hauteur moyenne égale à 80 μ (fig. 1). Au contraire, chez la chenille de *Galleria*, on ne reconnaît pas, au premier abord, ce type de structure, et on a l'impression d'un épithélium pluristratifié (fig. 8). Cela est dû au plissement de la membrane d'une part, et d'autre part au fait que chez *Galleria* la hauteur des cellules peut varier (30 à 60 μ) selon leur position (au sommet et au fond des replis).

B. — *Structure histologique*

L'épithélium est constitué de 3 types cellulaires se distinguant les uns des autres par leur morphologie et leurs réactions histochimiques résumées dans le tableau 1.

1. *Cellules cylindriques* (fig. 1 Pl. I; 6 Pl. VIII; 7, 8, 12 pl. II et 15 Pl. III).

Leurs traits essentiels sont aisément observables chez *Pieris brassicae* (fig. 1 et 6). Ce sont de hautes cellules à noyau central. Par contre, chez *Galleria mellonella*, elles ont une forme plutôt évasée et le noyau se trouve généralement en position apicale (fig. 8). Celui-ci a le plus souvent 7,5 à 8,5 μ de diamètre, mais peut atteindre 10 μ. Le nucléole est volumineux, jaune au RPH, et peut se fragmenter. Dans les 2 espèces on distingue 2 zones dans la cellule cylindrique. La partie basale renferme un cytoplasme très dense, riche en ARN et protéines basiques, et des structures fibrillaires longitudinales de même nature. Dans la partie apicale de la cellule, le cytoplasme s'éclaircit et le réseau fibrillaire paraît se fragmenter, donnant naissance à des grains

(fig. 1 et 7). L'apex de la cellule renferme aussi fréquemment un réseau vacuolaire en phase de sécrétion. Ceci est surtout net chez *Pieris brassicae*.

Dans les 2 espèces on note également la présence irrégulière de glycogène, sous forme de grains ou d'anneaux, et des grains de mucopolysaccharides acides, localisés le plus souvent dans la partie apicale, et de taille variable.

Chez *Galleria mellonella*, on trouve également çà et là dans les cellules cylindriques des flaques irrégulières de protéines basiques fuchsinophiles (fig. 15).

Dans les 2 espèces l'apex des cellules émet des microvillosités dont la juxtaposition constitue une bordure striée, plus importante chez *Pieris* (fig. 1) que chez *Galleria* (fig. 8-12). Cette bordure striée, pauvre en protéines, est essentiellement constituée de mucopolysaccharides neutres. En phase sécrétoire elle renferme également des grains de mucopolysaccharides acides, et devient métachromatique.

2. *Cellules caliciformes* (fig. 2 Pl. I, 6 Pl. VIII, 7 Pl. II).

Comme leur nom l'indique, elles ont réellement l'aspect d'un calice chez *P. brassicae*. Le pied, étroit, renferme le noyau et un cytoplasme fibrillaire du même type, quoique moins dense que celui rencontré dans la partie basale des cellules cylindriques.

TABLEAU I

Résultats des colorations et tests histochimiques effectués sur le mésentéron de Pieris brassicae *et* Galleria mellonella
Les réactions signalées par (*) n'ont pas été effectuées chez *Pieris*

Coloration	Cellules cylindriques	Cellules caliciformes	Bordure striée	Cellules basales
RPH	Rouge après Bouin Mauve après Helly* Flaques jaunes irrégulières	Pied rouge à mauve Réseau de la vacuole bleu	Très légèrement bleutée	Rouge après Bouin Mauve après Helly *
Fast green Safranine	Mauve	Pied mauve Vacuole verte	Bleu-vert	Mauve
Fuchsine Vert de méthyle	Rose Flaques rouges irrégulières	Pratiquement incolore	Incolore ou verdâtre	Rose
Bleu toluidine	Cytoplasme bleu intense Grains roses apicaux	Pied : bleu intense Vacuole : verdâtre	Verdâtre ou légèrement rose	Bleu intense
ARN contrôlée par RNase	+	Pied : + Vacuole : —	—	+
Bleu alcian	Grains apicaux +	—	+	—
PAS	Grains apicaux +	pied — Réseau vacuolaire +	++ chez *Galleria* + chez *Pieris*	—
Danielli	++	Pied + Vacuole : faible	—	++
DMAB*	—	±	—	—

La moitié supérieure de la cellule s'élargit et les prolongements latéraux du pied englobent une énorme vacuole (fig. 2). Chez *Galleria* la structure complexe de l'épithélium intestinal rend plus malaisée l'étude des cellules caliciformes qui de plus sont moins nombreuses. Localisées de préférence au fond des cryptes, elles n'ont pas une forme nette en calice (fig. 7). Cependant les caractéristiques histochimiques sont les mêmes dans les 2 espèces. La vacuole est dépourvue d'ARN (fig. 6, 7) et contraste fortement au bleu de toluidine sur le contenu des cellules cylindriques. Avec les fixateurs que nous avons utilisés le contenu de cette vacuole paraît constamment occupé par un réseau filamenteux ou granulaire de glycoprotéines, la partie protéique de celles-ci étant du type acide. Chez *Galleria* ces glycoprotéines renferment du tryptophane en faible quantité. Il semble également que chez *Galleria* la vacuole contienne une faible quantité de protéines basiques préservées par le Helly. On ne trouve jamais de mucopolysaccharides acides. Les cellules caliciformes des 2 espèces se distinguent donc aisément des cellules cylindriques tant sur le plan morphologique que sur le plan histochimique.

3. *Cellules basales* (fig. 1 Pl. I et 7 Pl. II).

Chez *P. brassicae*, disséminées au pied des cellules épithéliales précédemment définies, on trouve de très petites cellules, isolées ou groupées par 2 ou 3. Ce sont les cellules basales ou cellules de remplacement. Chez *Galleria*, elles sont groupées en nombre plus important à la base des replis où elles constituent les îlots ou nids de remplacement. Leur structure a été étudiée avec précision dans un précédent article (NARDON, PLANTEVIN, 1968). Ce sont de petites cellules fusiformes, de 5 à 6 μ de longueur. Le noyau, de 4 à 5 μ de diamètre, a une chromatine compacte. Elles sont très riches en ARN et en protéines basiques dans leur stade de repos. Au moment des mues, comme nous le verrons plus loin, elles accroissent considérablement leur taille et donnent naissance à de nouvelles cellules épithéliales. Ce sont donc des cellules souches.

III. — MODALITÉS MORPHOLOGIQUES DE L'EXCRÉTION CELLULAIRE

Précisons que nous nous sommes bornés à l'étude de l'aspect morphologique de la sécrétion, sans préjuger du rôle de celle-ci. Cet aspect physiologique a été abordé par PRZELECKA (1963). Rappelons simplement que cet auteur a détecté des estérases et des phosphatases aussi bien dans les cellules cylindriques que dans les cellules caliciformes.

A. — *Cellules caliciformes*

Dans les 2 espèces étudiées la sécrétion est du type diffus. Dans les cas favorables on la voit se déverser à travers la bordure striée (fig. 6).

B. — *Cellules cylindriques*

Les modalités de l'excrétion se font selon différents processus dans les 2 espèces étudiées. En fait il s'agit d'un phénomène très complexe et les 3 types qu'on peut définir pour la commodité d'un exposé s'enchevêtrent l'un l'autre. On trouvera dans le tableau 2 la récapitulation des observations histologiques et cytochimiques.

PLANCHE I

FIG. 1

Épithélium de l'intestin moyen de *Pieris brassicae*. Organisation générale. Coloration. RPH × 760.

FIG. 2

Mésentéron de *Pieris brassicae*. Début du phénomène de bourgeonnement. RPH × 760.

FIG. 3

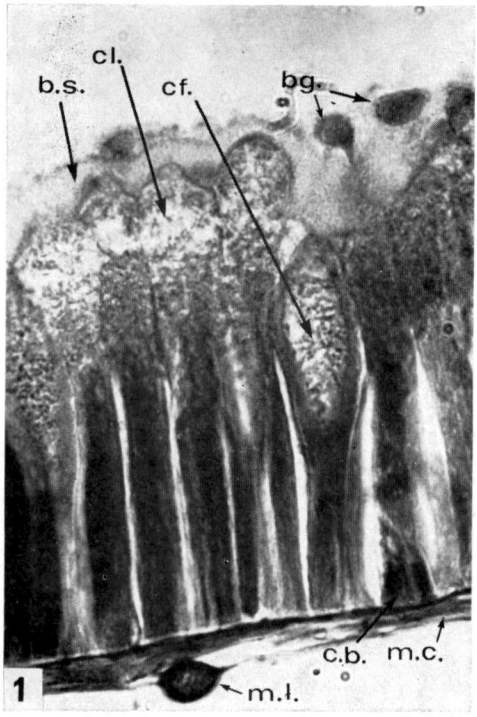
Sécrétion par désintégration des cellules cylindriques chez *Pieris brassicae*. 1er stade : accumulation de granulations au niveau d'une vacuole apicale. RPH × 760.

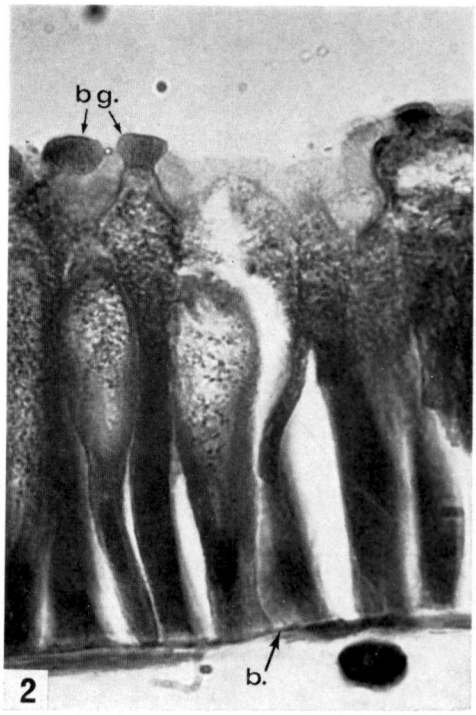
FIG. 4

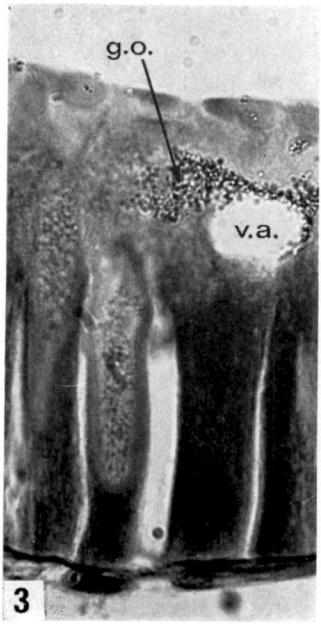
Deuxième phase de la désintégration des cellules cylindriques chez *Pieris brassicae* : lyse de la partie apicale. RPH × 760.

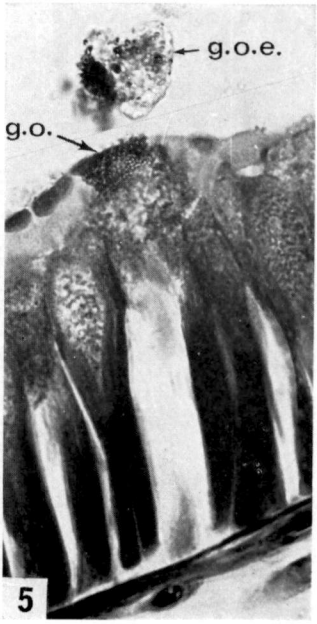
FIG. 5.

Expulsion des granulations et lyse complète de la cellule cylindrique chez *Pieris brassicae*. RPH × 650.









G. PLANTEVIN, P. NARDON

PLANCHE II

FIG. 7

Structure générale du mésentéron chez *Galleria mellonella*. Bleu de toluidine - X 1300.

FIG. 8

Structure générale du mésentéron chez *Galleria mellonella*. RPH X 520.

FIG. 9

Début de sécrétion mérocrine au sommet d'un repli chez *Galleria mellonella* 5 heures après la 4e mue. Bleu de toluidine - X 1140.

FIG. 10

Aspect de la sécrétion dans la lumière intestinale de *Galleria mellonella* en fin de 4e stade. Bleu de toluidine - X 1380.

FIG. 11

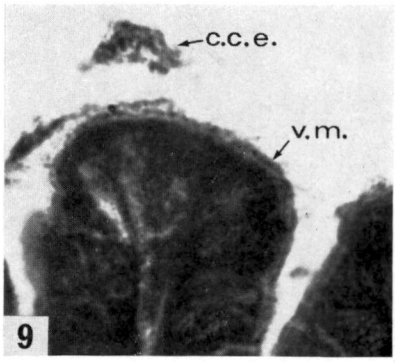
Idem fig. 10 après ribonucléase.

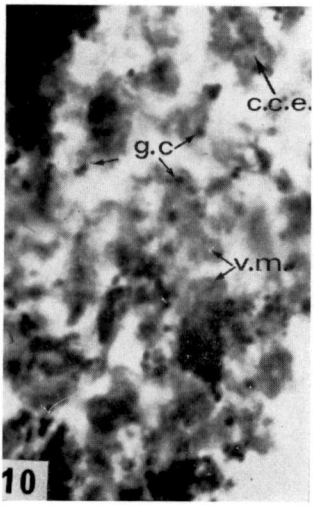
FIG. 12

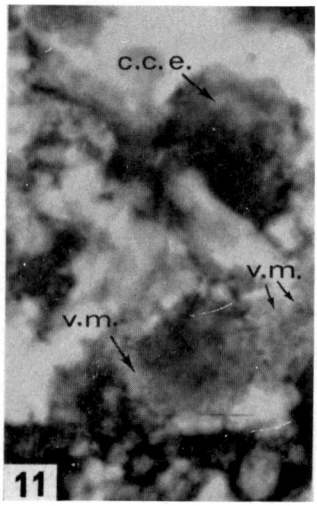
Début de sécrétion mérocrine chez *Galleria mellonella* 5 heures après la 4e mue. Bleu toluidine - X 1230.

r. cl.
r. cf.
c.b.
7

b.s.
b.g.
c.b.
8


c.c.e.
v.m.
9


c.c.e.
g.c
v.m.
10


c.c.e.
v.m.
v.m.
11

b.s.
c.c.e.
12

PLANCHE III

FIG. 13

Sécrétion mérocrine au milieu du 5e stade chez *Galleria mellonella* (Voir commentaire dans le texte). Tetrazoréaction de Danielli - X 1380.

FIG. 14

Sécrétion apocrine en fin de 4e stade chez *Galleria mellonella* (commentaire dans le texte) - RPH X 925.

FIG. 15

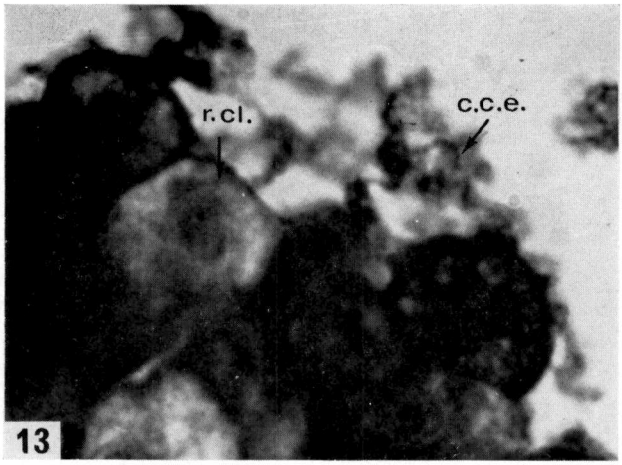
Sécrétion apocrine en fin de 4e stade chez *Galleria mellonella*. Fuchsine d'Altmann - X 1230.

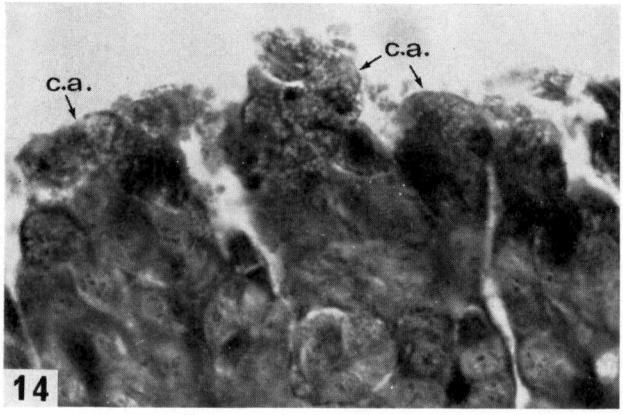
FIG. 16

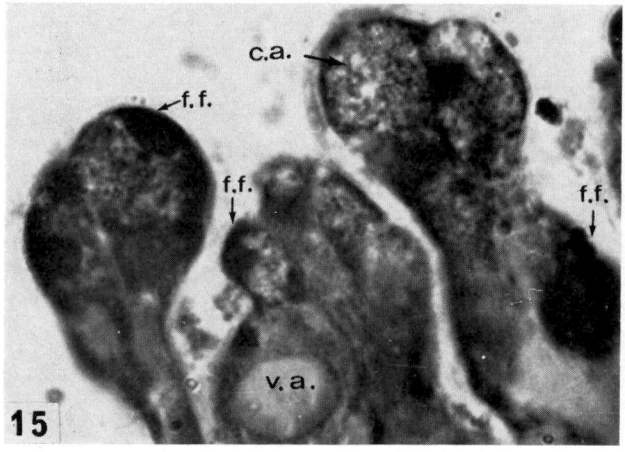
Epithélium reconstitué chez *Galleria mellonella* 5 heures après la 4e mue. Bleu toluidine - X 690.

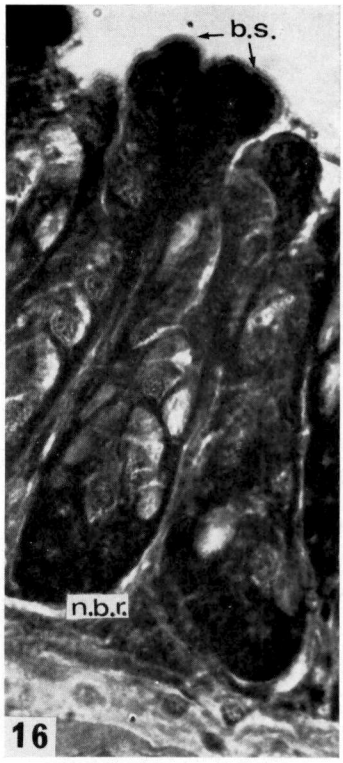
FIG. 17

Croissance d'un nid de remplacement au stade cocon opaque chez *Galleria mellonella*. Feulgen - X 925.


r.cl.
c.c.e.
13


c.a.
c.a.
14


c.a.
f.f.
f.f.
f.f.
v.a.
15


b.s.
n.b.r.
16

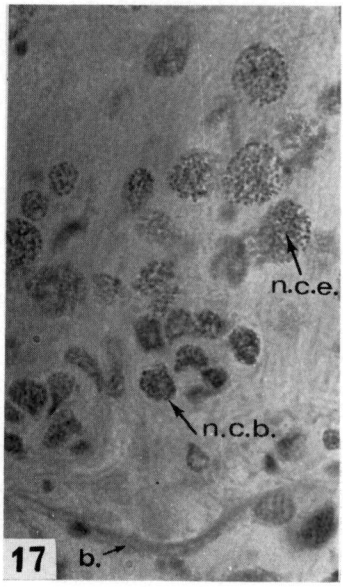

n.c.e.
n.c.b.
17
b.

PLANCHE IV

FIG. 19

Activation des nids de remplacement chez *Galleria mellonella* 24 heures avant la 4e mue. Bleu de Toluidine - X 600.

FIG. 20

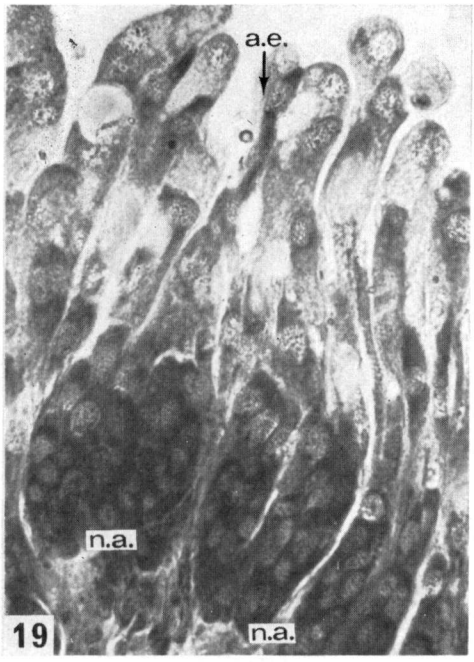
Idem fig. 19 après ribonucléase.

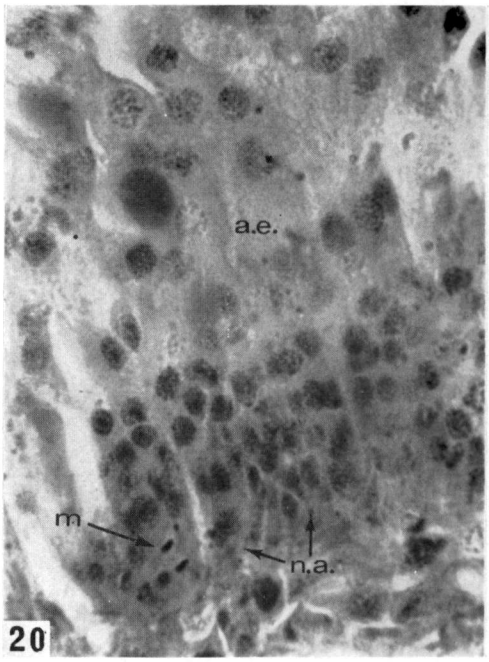
FIG. 21

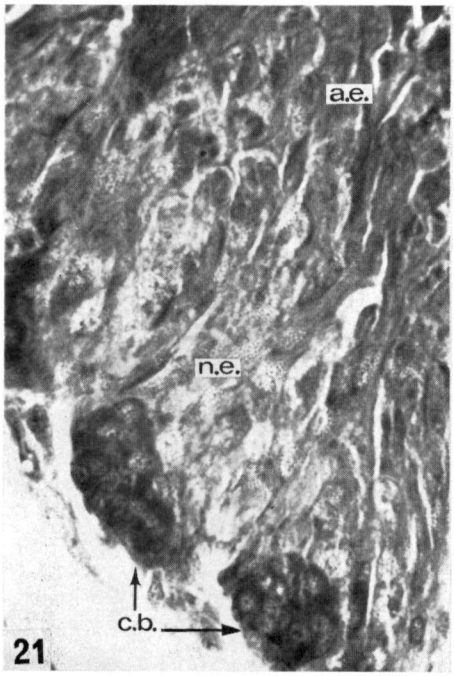
Formation du nouvel épithélium 6 heures avant la 4e mue chez *Galleria mellonella*. X 600. Il apparaît plus clair que l'ancien en voie de rejet. Bleu de toluidine - X 780.

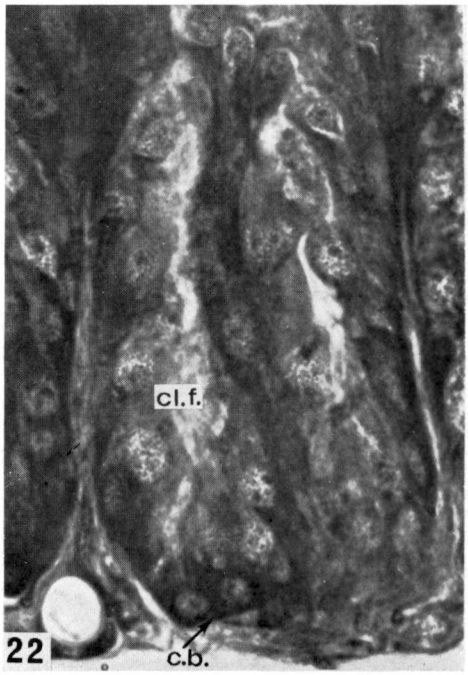
FIG. 22

Aspect du nouvel épithélium au moment de l'exuviation. Formation des replis (voir commentaire dans le texte). Bleu de toluidine - X 780.









G. PLANTEVIN, P. NARDON

PLANCHE V

FIG. 23

Mésentéron de *Galleria mellonella* au début du filage. Elimination d'un repli - RPH X 100.

FIG. 24

Mésentéron au stade cocon opaque - RPH X 100.

FIG. 25

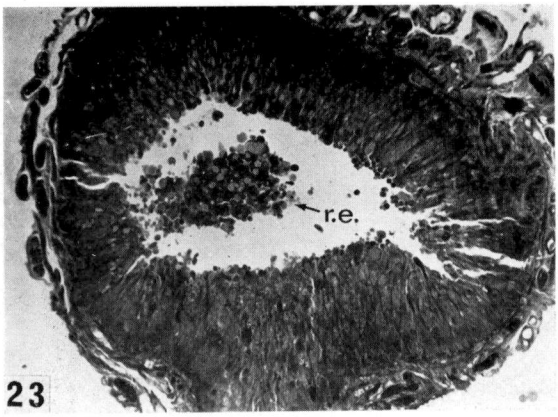
Gonflement des cellules caliciformes au stade cocon opaque. RPH - X 230.

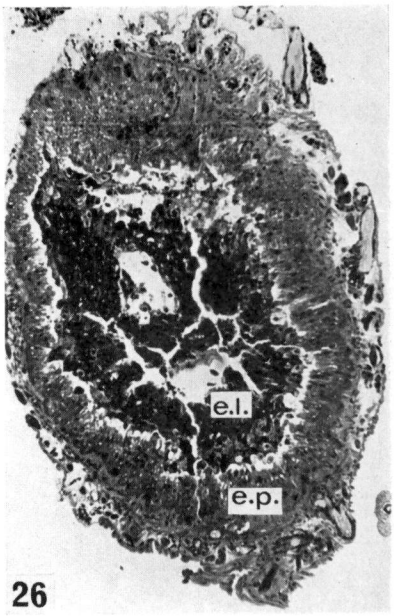
FIG. 26

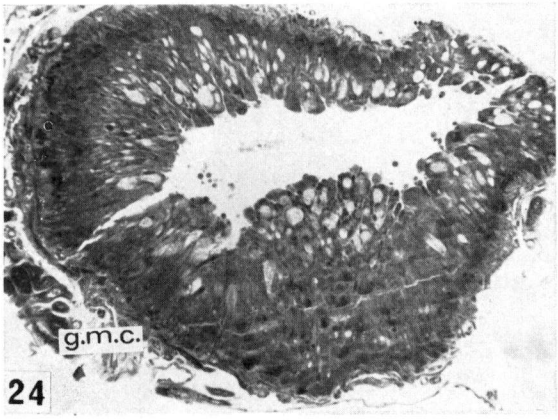
Rejet de l'épithélium larvaire et formation de l'épithélium pronymphal RPH X 100.

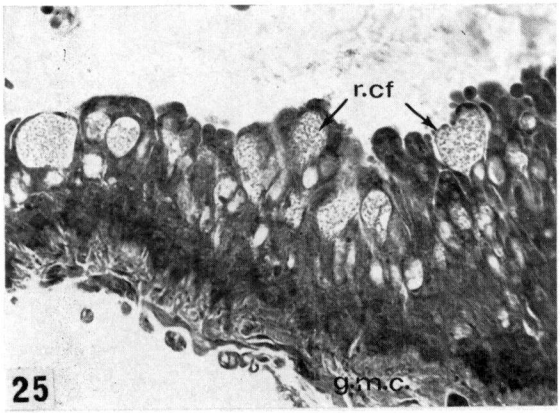
FIG. 27

Anneaux de glycogène dans l'épithélium pronymphal - PAS X 690.


r.e.
23


e.l.
e.p.
26


g.m.c.
24


r.cf
g.m.c.
25

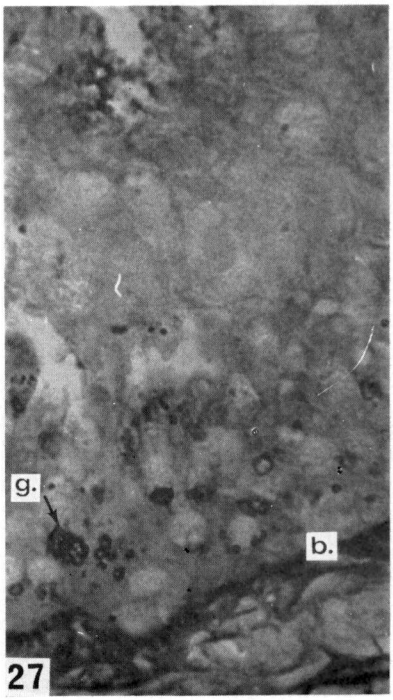

g.
b.
27

PLANCHE VI

FIG. 28

Epithélium pronymphal de *Galleria mellonella* - RPH X 520.

FIG. 29

Mésentéron de la larve semi mobile après le filage. Le rétrécissement est très net - RPH X 100.

FIG. 30

Mésentéron de la larve immobile. 1re phase de bourgeonnement et d'élimination des replis - RPH X 230.

FIG. 31

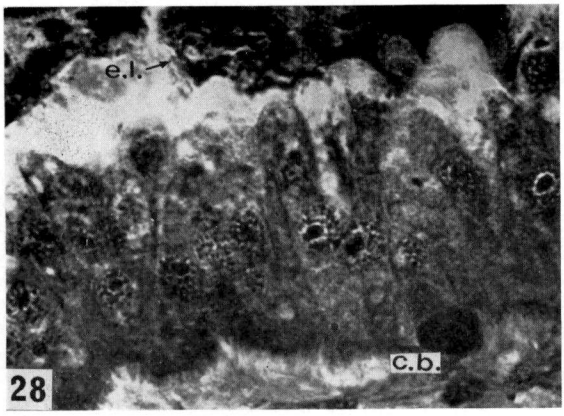
Larve immobile stade suivant - RPH X 230.

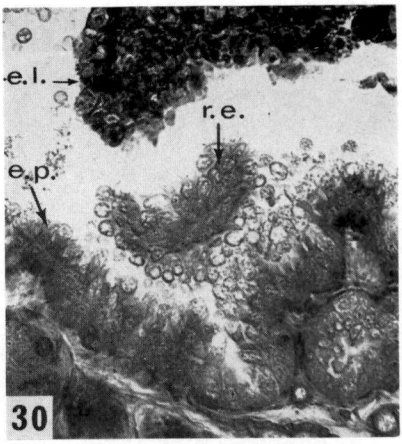
FIG. 32

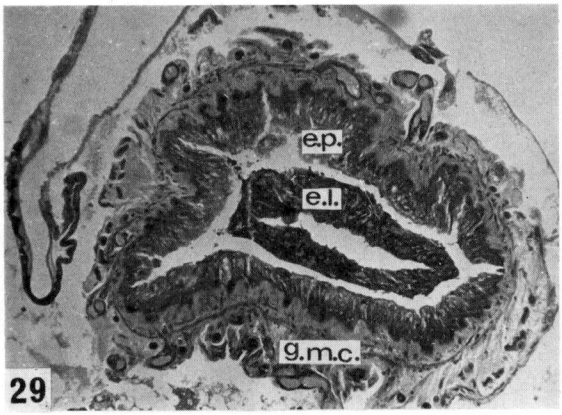
2e phase de bourgeonnement chez la larve immobile - RPH X 520.

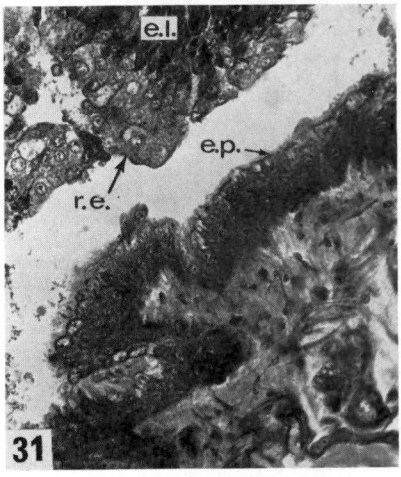
FIG. 33

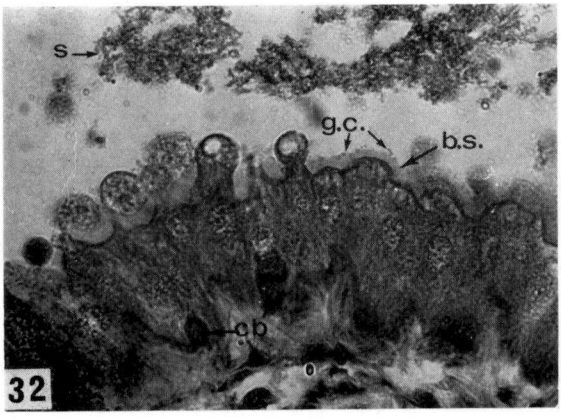
Structure du mésentéron chez la chrysalide de 10 heures. Sécrétion granulaire et vacuolisation apicale - RPH X 520.

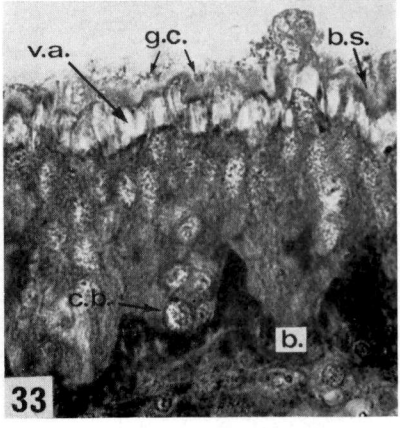












G. PLANTEVIN, P. NARDON

PLANCHE VII

FIG. 35

Mésentéron de la chrysalide de 10 heures. Digestion de l'épithélium éliminé et reconstitution d'une bordure apicale - PAS X 230.

FIG. 36

Mésentéron de la chrysalide de 3 jours. Dégénérescence avancée de l'épithélium pronymphal - RPH X 230.

FIG. 37

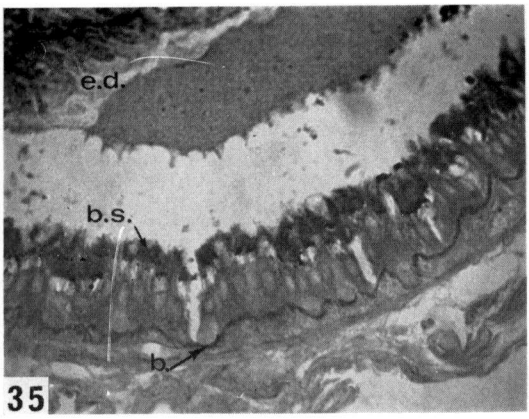
Mésentéron régénéré de la chrysalide de 5 jours - RPH X 100.

FIG. 38

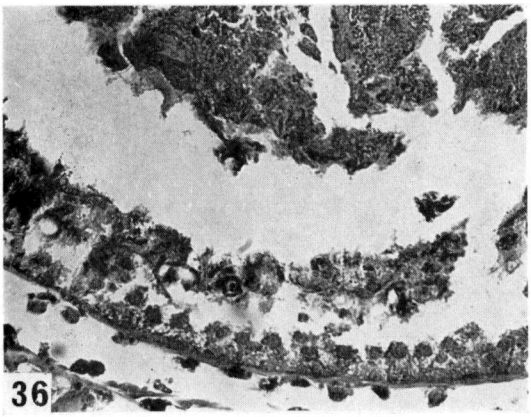
Mésentéron de la chrysalide de 7 jours - RPH X 100.

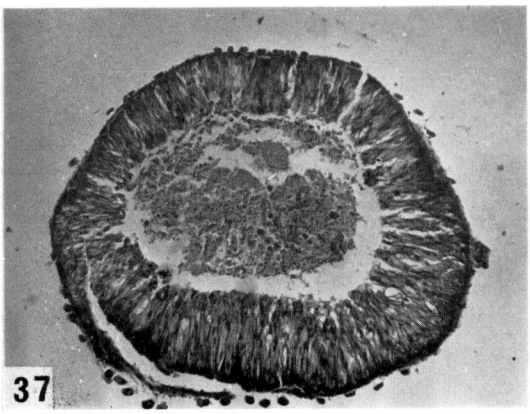
FIG. 39

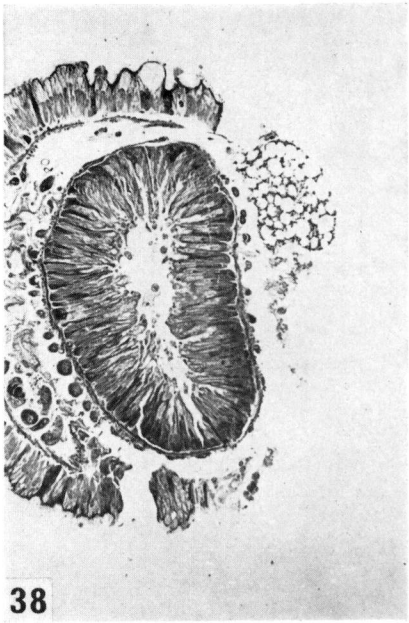
Mésentéron de la chrysalide de 7 jours. Reprise du bourgeonnement - RPH X 575.

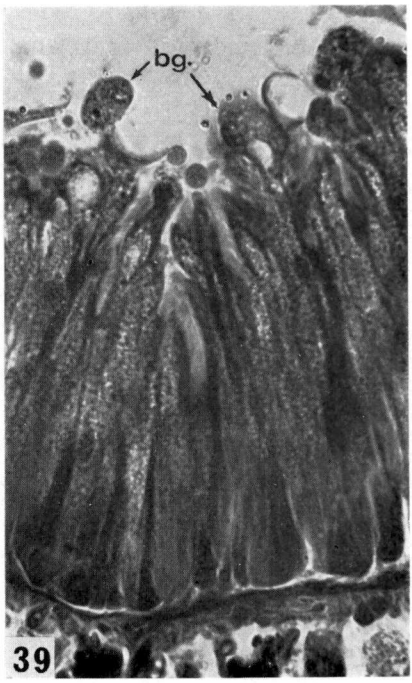


35


36


37


38



39

PLANCHE VIII

FIG. 6

Structure du mésentéron de *Pieris brassicae*. Sécrétion de grains métachromatiques. Bleu toluidine - X 760.

FIG. 18

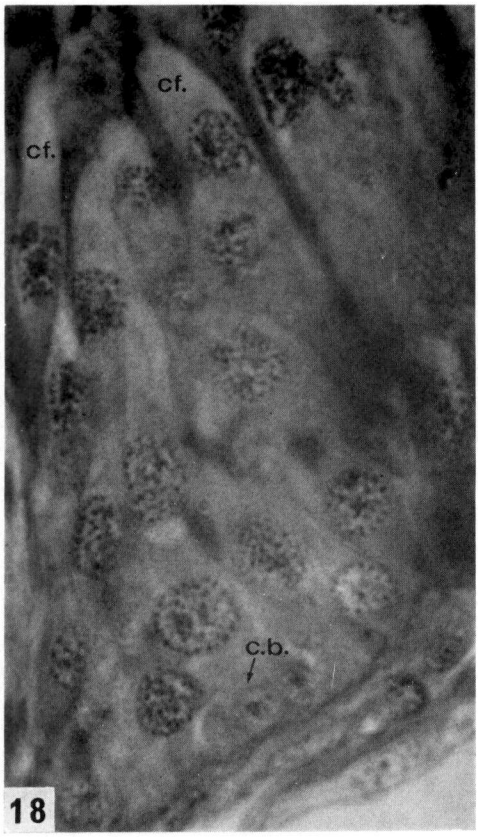
Croissance d'un nid de cellules basales chez *Galleria mellonella*. 24 heures avant la 4e mue. Différenciation des cellules caliciformes. Bleu de toluidine après ribonucléase - X 1380.

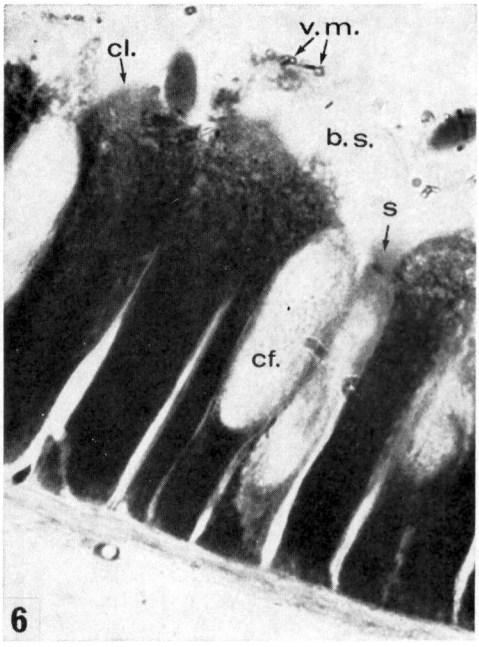
FIG. 34

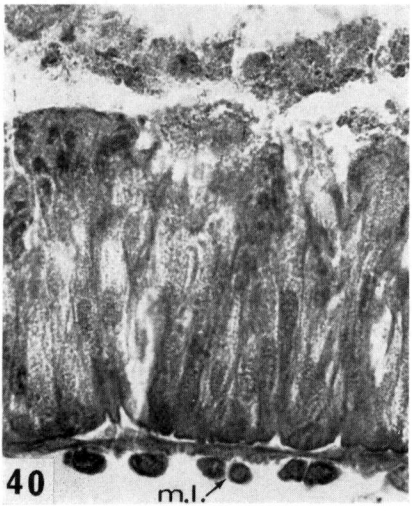
Mésentéron de la chrysalide de 10 heures chez *Galleria mellonella*. Structure des cellules pronymphales (commentaire dans le texte). Fast Green. Safranine - X 925.

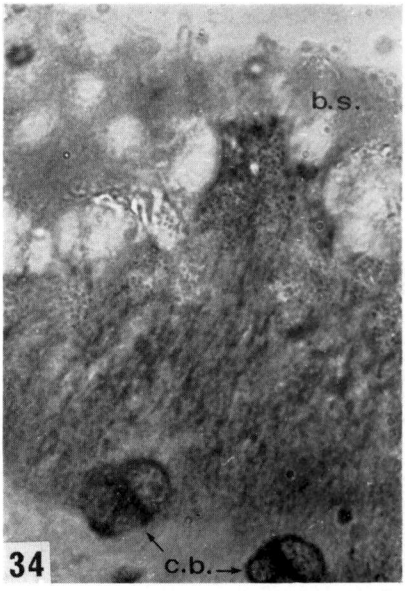
FIG. 40

Desquamation apicale dans l'intestin moyen de la chrysalide de 5 jours chez *Galleria mellonella* RPH - X 520.









G. PLANTEVIN, P. NARDON

1. *Sécrétion mérocrine* (fig. 6 Pl. VIII ; 9, 10, 11, 12 Pl. II et 13 Pl. III).

Rappelons que ce type caractérise une sécrétion qui s'effectue sans la destruction de l'architecture cellulaire.

a) *Émission de vésicules métachromatiques.*

Chez *Pieris brassicae* la sécrétion mérocrine consiste en l'expulsion des grains de mucopolysaccharides qu'on rencontre à l'apex des cellules cylindriques. Il s'agit en fait de vésicules entourées d'une membrane protéique qui sortent à travers la bordure striée sans modification apparente de la structure cellulaire (fig. 6). De 1 à 2 μ environ, ces vésicules renferment essentiellement des mucopolysaccharides acides, mais peut-être aussi des mucopolysaccharides neutres. Chez *Pieris*, elles paraissent participer à la constitution de la membrane péritrophique après leur éclatement dans la lumière intestinale.

On retrouve ce même type de sécrétion chez *Galleria mellonella*. Ainsi, dans les quelques heures qui suivent la 4e mue, la chenille recommence à s'alimenter et on voit alors apparaître de fins granules métachromatiques qui s'accumulent à l'apex de la bordure striée avant de quitter la cellule (comparer fig. 12 et 9). A ce stade on peut d'ailleurs aisément constater que les cellules cylindriques du fond des replis sécrètent des grains identiques. Quand ceux-ci parviennent dans la lumière intestinale il est alors possible de discerner qu'il s'agit, comme chez *Pieris* de vésicules de 1 à 2 μ, entourées d'une membrane protéique et renfermant un mélange de mucopolysaccharides acides et neutres. Là encore elles semblent participer à la formation de la membrane péritrophique après leur lyse.

Ce type simple de sécrétion semble assez peu fréquent chez *Galleria* et est surtout visible au début des stades larvaires. Le plus souvent on observe des images beaucoup plus complexes.

b) *Émission d'un complexe grains-filaments.*

Quand l'activité sécrétoire s'accélère chez *Galleria*, le produit de l'excrétion présente alors un triple aspect, quel que soit le type de coloration (tabl. 2). Les vésicules de mucopolysaccharides ne sont plus émises seules, mais accompagnées d'une fraction protéinique d'aspect filamenteux, diffus ou réticulé (fig. 9, 12, 13). On a nettement l'impression que la cellule expulse une partie de sa trame cytoplasmique et la bordure striée tend alors à disparaître (fig. 12 et 13). On peut observer tous les stades de transition entre le début de l'émission où l'apex cellulaire est encore compact et bourré de protéines et la phase active de l'expulsion où l'on voit la cellule s'éclaircir progressivement (fig. 13). Ce type d'excrétion est surtout abondant en fin de stade (nous l'avons étudié au cours des 4e et 5e âges larvaires) mais se rencontre aussi au tout début du stade. Les vésicules de mucopolysaccharides sont incluses dans les complexes cytoplasmiques expulsés. Ceux-ci se désagrègent très rapidement dans la lumière intestinale (fig. 10) et celles-là sont alors libérées. D'autre part on voit apparaître des granules compacts, de 1 à 2 μ, riches en protéines basiques et en ARN (fig. 10 et 11), et qui sont probablement des résidus d'ergastoplasme. Notons qu'avec ce type de sécrétion l'apex cellulaire qui se condense devient PAS positif, ce qui semble indiquer un enrichissement en glycoprotéines.

2. *Sécrétion apocrine particulaire.*

a) *Type* Pieris brassicae (fig. 3, 4, 5 Pl. I).

A l'apex de certaines cellules on peut observer l'accumulation de fines vésicules renfermant des protéines à caractère basique et des mucopolysaccharides. Ce phénomène s'accompagne d'une vacuolisation de la cellule (fig. 3). Dans un stade plus avancé l'apex se désintègre progressivement (fig. 4) et finalement le contenu cellulaire se trouve expulsé dans la lumière intestinale (fig. 5).

On a donc ici une forme d'excrétion où non seulement la bordure striée, mais la cellule toute entière finit par se désintégrer.

b) *Type* Galleria mellonella (fig. 14 et 15 Pl. III).

Chez *Galleria* on retrouve un processus équivalent de celui décrit précédemment chez *Pieris*, mais bien plus complexe. En fin de stade la morphologie de l'épithélium se modifie profondément par suite de l'apparition de cette sécrétion apocrine. C'est la coloration au RPH, après fixation au Helly, qui en donne les meilleures images Nous avons rapporté précédemment la présence irrégulière de flaques de protéines basiques fuchsinophiles dans les cellules cylindriques. Dans les 2 derniers jours du 4^{e} stade où nous avons bien étudié ce phénomène, ces flaques deviennent très abondantes à l'apex des cellules (fig. 15).

Parallèlement à la formation de ces flaques, le réseau cytoplasmique paraît se condenser et ses mailles, vaguement hexagonales, deviennent vivement apparentes, dessinant ainsi au RPH une sorte d'éclatant grillage rouge (fig. 14). On note aussi l'apparition de polysaccharides.

Ces complexes apicaux ne sont pas expulsés comme chez *Pieris* mais se désintègrent peu à peu sur place. L'ensemble des observations histologiques (tabl. 2) montre qu'on est en présence d'un mélange fort complexe de glycoprotéines et de mucoprotéines, se traduisant au RPH par une étonnante palette de teintes. Par désintégration, on obtient alors des images superposables à celles décrites précédemment dans le cas de la sécrétion mérocrine complexe : vacuoles, grains compacts et résidus cytoplasmiques. Ceux-ci sont, toutefois, plus complexes que dans le cas précédent, avec des types protéiques acides et basiques, la présence également de protéines fuchsinophiles, et un enrichissement en glycoprotéines.

3. *Sécrétion apocrine bourgeonnante.*

a) *Chez* Pieris brassicae (fig. 1 et 2 Pl. I).

C'est la modalité d'excrétion la plus évidente. Dans ce cas les cellules cylindriques émettent des bourgeons à travers la bordure en brosse. Ceux-ci grossissent peu à peu et finissent par se détacher complètement. Ils restent accolés un certain temps à la bordure striée avant de tomber dans la lumière intestinale. Ces bourgeons ont une structure compacte, protéinique, et ne sont que des condensations du cytoplasme apical. Dans les figures 1 et 2 on peut encore discerner les restes de la trame cytoplasmique, à caractère basique.

b) *Fragmentation apicale chez* Galleria mellonella (fig. 8 Pl. II).

Chez *Galleria* le bourgeonnement ne s'effectue pas comme chez *Pieris* à travers la bordure striée. Il intéresse toute la partie apicale de la cellule qui se détache et

tombe dans la lumière intestinale (fig. 8). Une membrane périphérique se reforme et le bourgeon, qui entraîne le plus souvent le noyau, prend alors l'aspect d'une cellule indépendante. La réaction de Feulgen permet toutefois de se rendre compte que le noyau entreprend un processus de dégénérescence car il prend la couleur lie de vin. Peu de temps après, semble-t-il, le fragment émis se désintègre et donne naissance à des granules compacts ribonucléoprotidiques et des résidus protéiniques.

IV. — Les processus de rénovation chez *Galleria mellonella*

Notre étude a seulement porté sur les 4e et 5e stades larvaires et la nymphose. Les critères établis pour la détermination de l'âge des larves et l'élevage individuel nous ont permis de suivre avec précision l'évolution des cellules épithéliales. On peut distinguer comme Tchang-Yung-Tai (1929) « des rénovations périodiques et totales à toutes les mues larvaires, et des rénovations partielles au cours des intermues ».

A. — *Renouvellement total avant la 4e mue*

Les différentes étapes du renouvellement épithélial avant la mue sont illustrées par les figures 18 Pl. VIII ; 19, 20, 21 et 22 Pl. IV.

1. *Entre 36 heures et 20 heures avant la mue : phase initiale d'activation* (fig 18, 19 et 20).

Au cours de cette période les cellules basales commencent à augmenter de taille ; leur cytoplasme s'accroît et leur noyau subit un léger gonflement (stade 2). Ce phénomène d'activation est à peu près général et presque tous les nids deviennent volumineux.

L'étude de la transformation des cellules basales en cellules épithéliales a fait l'objet d'une précédente étude (Nardon, Plantevin, 1968).

Dans les nids les plus avancés on peut déjà voir des cellules qui s'allongent avec un noyau de 8 à 9 µ dont la chromatine est disposée en roue (stade 4). Le noyau peut même atteindre 10 à 12 µ et la chromatine tend alors à se disposer en couronne (stade 5). Les nucléoles, très gros, sont bien visibles au centre des noyaux et dans certaines cellules ils paraissent se fragmenter. Leur grande taille doit être reliée à l'importante synthèse protéique qui intervient au cours de la croissance des nids. On trouve également, dans les mêmes nids, des cellules n'ayant absolument pas évolué (stade 1) (fig. 18).

Dès ce stade on distingue fort bien les deux types de cellules digestives. Ainsi la figure 18 montre le début de la différenciation de cellules caliciformes. Au-dessus du noyau la cellule se prolonge par une sorte de « bec » bien délimité dans lequel on repère aisément l'ébauche du réseau glycoprotéinique. Dans d'autres nids, au contraire, ce sont des cellules cylindriques qui se différencient.

Au cours de cette période de croissance, des mitoses interviennent dans les nids (fig. 20). A ce stade on peut en compter en moyenne 3 à 4 pour l'ensemble des nids d'une même coupe transversale. Cependant il n'y a qu'une mitose dans un même nid. Il est possible qu'une partie des cellules basales néoformées entreprennent immédiatement leur différenciation. Ceci pourrait être lié à l'augmentation de taille du mésentéron au stade suivant.

2. *Six heures avant la mue : croissance des cellules basales* (fig. 21).

A ce moment, la croissance des cellules basales se généralise, s'accélère et tend à repousser l'ancien épithélium dont la dégénérescence s'accentue. Mais notons que l'on n'observe jamais un rejet en bloc dans la lumière intestinale comme le laisse entendre TCHANG-YUNG-TAI. Le phénomène est très progressif et non simultané sur toute la surface du mésentéron. Les cellules du nouvel épithélium s'allongent et on ne trouve plus que 2 ou 3 cellules basales non évolutives au fond des cryptes (fig. 21). Parallèlement le nombre de mitoses diminue et on en compte une moyenne de 2 seulement par coupe.

3. *Deux heures à cinq heures avant la mue : reconstitution des nids de remplacement.*

Cette étape, qui démarre plus ou moins tôt selon les nids mais se situe en général moins de 6 heures avant la mue consiste en l'apparition d'une importante vague de mitoses dans les cellules basales non évolutives. On ne voit jamais qu'une seule mitose par nid et la théorie de TCHANG-YUNG TAI selon laquelle les nids de remplacement se reconstituent à partir de la multiplication d'une seule cellule (appelée pour cette raison « Cellule initiale ») est sans doute exacte.

4. *Moment précis de la mue ; mise en place du nouvel épithélium* (fig. 22).

Lors du rejet de l'exuvie, le nouvel épithélium est en place, quoique les cellules n'aient pas encore atteint leur taille maximum. La sécrétion recommence dans certaines zones. Les nids de remplacement se reconstituent (fig. 22). On voit encore de 3 à 4 mitoses par coupe, ce qui indique que cette reconstitution n'est pas encore achevée. L'ancien épithélium, rejeté complètement dans la lumière intestinale, achève de s'y digérer ; on ne retrouve plus que quelques fragments cellulaires.

5. *Cinq heures après la mue : retour à l'état normal* (fig. 16).

Le nouvel épithélium fortement plissé, est en place. Les nids de cellules basales achèvent de se reconstituer et on note encore quelques mitoses. D'autre part le nombre de nids est plus grand, comme le remarquait déjà TCHANG-YUNG-TAI. L'ancien épithélium a complètement disparu, la chenille s'est nourrie et le cycle normal de sécrétion recommence avec l'apparition des premières vésicules métachromatiques (fig. 9 et 12).

La chronologie de la mue, telle que nous venons de la décrire, n'est pas strictement coordonnée dans le temps chez toutes les larves d'un même élevage. Il peut se produire des décalages et, notamment, l'activation des nids peut être retardée.

B. — *Renouvellement partiel au cours des intermues*

Le phénomène de fragmentation apicale décrit précédemment, est suivi de la dégénérescence de la cellule correspondante. On a donc ainsi constamment des cellules qui se détruisent et doivent être remplacées. Étant donné l'extrême complexité de l'épithélium intestinal chez *Galleria* il est difficile de déceler la rénovation proprement dite mais on peut observer çà et là quelques mitoses dans les nids de remplacement au cours des intermues. Ces mitoses interviennent probablement pour maintenir le nombre de cellules basales dans les nids à partir desquels se produit la rénovation.

V. — Évolution de l'activité intestinale au cours du 5e stade

Au cours du 5e stade la croissance de la larve est très importante. Le mésentéron dont la taille n'a pas cessé d'augmenter sans modifications morphologiques importantes, occupe environ la moitié de la longueur du corps. Son diamètre varie de 1,2 à 1,6 mm. Il présente 2 parties :

— une partie antérieure en forme de massue, présentant de nombreuses boursouflures qui la rendent très fragile ;

— une partie postérieure plus étroite, cylindrique.

L'ensemble est de couleur jaune clair en raison de la cire en voie de digestion qui remplit complètement la lumière du tube digestif.

Cinq jours 1/2 environ après la mue, les phénomènes de sécrétion atteignent leur intensité maximum. Les chenilles cessent alors de se nourrir et montent à la recherche d'un emplacement de filage. Le tube digestif se vide progressivement et sa coloration pâlit. Le processus conduisant à la métamorphose commence alors. Nous l'étudierons plus en détail afin d'établir une chronologie aussi précise que possible des diverses modifications tant morphologiques qu'histologiques.

VI. — Étude du mésentéron au cours de la métamorphose

A. — *Filage du cocon* (fig. 23 à 27 Pl. V, 28 Pl. VI).

1. *Cocon encore transparent ; début de rétrécissement de l'intestin* (fig. 23).

Au cours des premières 24 heures du filage, alors que le cocon demeure encore transparent, l'intestin commence à se rétrécir. La diminution de diamètre s'opère par un phénomène de plissement suivi de l'élimination des plis dans la lumière (fig. 23). Ce processus a été bien décrit par Tchang-Yung-Tai (1929). La sécrétion se poursuit dans les cellules cylindriques et va contribuer à la digestion des parties éliminées. Aucune pycnose n'est discernable dans l'épithélium intestinal de la chenille fileuse.

On observe cependant une modification des caractéristiques histochimiques de certaines cellules caliciformes ; leur contenu devient de plus en plus dense, les vacuoles gonflent et on voit apparaître une substance ayant les caractères d'une protéine basique.

Certains nids de remplacement présentent un début d'activation. On y trouve des cellules dont le noyau, légèrement gonflé (5 à 7 μ) devient plus clair (stade 2 A). Parfois un nucléole est bien visible au centre du noyau (stade 2 B). Des cellules plus avancées dans leur évolution s'y rencontrent également ; un noyau de 7 à 8 μ de diamètre avec une chromatine disposée en roue caractérise le stade (3 B) où l'on observe un nucléole bien développé.

2. *Cocon opaque ; gonflement des cellules caliciformes* (fig. 24, 25).

Après 36 heures à 48 heures de filage, le cocon devient opaque et ne laisse plus voir la chenille. Au niveau du mésentéron le rétrécissement se poursuit par élimination des plis, ce qui a pour effet d'augmenter l'épaisseur de la couche musculo-conjonctive externe (fig. 24). Il n'y a toujours aucune trace de pycnose nucléaire et

la sécrétion se poursuit dans les cellules cylindriques selon les modalités précédemment décrites (fig. 25). Par contre, l'arrêt de l'excrétion dans l'ensemble des cellules caliciformes devient particulièrement évident par suite de l'énorme gonflement des vacuoles et la densification du réseau glycoprotéinique. Ce phénomène est caractéristique de la fin de la période de filage.

L'activation des nids de remplacement est à peine plus accentuée (fig. 17) mais elle se généralise à tout l'intestin.

3. *Cocon achevé ; épithélium pronymphal* (fig. 26).

Le mésentéron d'une larve venant juste de terminer son cocon, soit 3 à 4 jours après la montée, est un tractus de diamètre à peu près constant, de 0,9 à 1,0 mm. Il est vide et blanc et l'épithélium ne forme plus de replis. L'activation des nids s'accentue.

Dans les quelques heures qui suivent la fin du filage, le diamètre diminue encore pour atteindre 0,6 à 0,7 mm. Les cellules basales accélèrent brusquement leur croissance et toutes simultanément. La conséquence en est le rejet en bloc de l'ancien épithélium larvaire et la mise en place d'un épithélium pronymphal (fig. 26). Il est remarquable qu'avant son rejet l'épithélium larvaire ne présente en général aucun signe de dégénérescence. Celle-ci va intervenir dans la lumière intestinale. Elle se traduit d'abord par des pycnoses nucléaires et par une condensation du cytoplasme qui se colore plus intensément (fig. 26).

Le nouvel épithélium ne présente plus de replis. Il est formé de cellules hautes, de 30 à 60 μ, juxtaposées comme chez *Pieris brassicae*, mais d'un seul type, comme le soulignaient déjà TCHANG-YUNG-TAI et les auteurs plus anciens. Les cellules caliciformes ont disparu et les cellules sont maintenant du type cylindrique (fig. 28). Cependant elles ne sont pas exactement comparables ni aux cellules cylindriques de *Pieris*, ni à celles de *Galleria* (épithélium larvaire). En effet, elles sont beaucoup moins riches en protéines que celles des larves et montrent une nette tendance à la vacuolisation apicale et à l'effilochement (fig. 28). De plus elles n'ont pas de bordure en brosse. Elles renferment des grains de glycogène qui forment des sortes de structures en anneau près du noyau (fig. 27). Enfin, leurs noyaux, très volumineux (10 à 12 μ), occupent le centre des cellules. Ils possèdent un gros nucléole central et une chromatine en grains formant une couronne plus ou moins épaisse.

A la base de l'épithélium pronymphal on retrouve quelques cellules basales. La présence de mitoses à ce stade indique que les nids sont en voie de reconstitution, comme après le renouvellement précédant les mues larvaires.

B. — *Prénymphe* (fig. 29, 30, 31 et 32 Pl. VI)

Nous appellerons ainsi le stade situé entre la mise en place de l'épithélium pronymphal et l'apparition de la chrysalide.

1. *Larve encore mobile. Phase de latence* (fig. 29).

Le filage du cocon achevé, la chenille se raccourcit, ralentit ses mouvements, mais réagit encore à des excitations. C'est la phase semi-mobile. Le processus de rétrécissement par résorption des plis se poursuit. La basale devient ainsi très épaisse (fig. 29). L'épithélium larvaire éliminé est encore parfaitement visible dans la cavité

intestinale (fig. 29). Les noyaux ne sont pas tous pycnotiques. On observe l'apparition d'inclusions protéiques à caractère basique (colorables à l'orangé G).

Contre la basale, les nids de remplacement se reconstituent mais ne renferment que 3 ou 4 cellules. Quant à l'épithélium intestinal, il est toujours dépourvu de bordure en brosse. Il se vacuolise, surtout dans la zone apicale.

2. *Larve immobile. Dégénérescence de l'épithélium pronymphal.*

Un jour environ après la fin du filage, la larve raccourcie cesse tout mouvement dans le cocon. Au niveau du mésentéron se déclenche alors un double phénomène :

a) *Élimination des plis* (fig. 30, 31).

Le processus recommence. On voit sur la figure 30 un pli en cours de détachement. Sur la figure 31 le pli vient de se séparer de l'épithélium pronymphal et s'accole à l'épithélium larvaire en cours de dégénérescence dans la lumière intestinale.

b) *Sécrétion et bourgeonnement* (fig. 30).

Dans le même temps, intervient une première phase de bourgeonnement (fig. 30). Il s'agit d'un processus un peu différent sur le plan cytologique de celui de la fragmentation apicale chez la larve. Ici, la desquamation est précédée d'une intense vacuolisation déjà visible chez la larve semi-mobile, et n'entraîne pas le noyau en général.

Après cette première vague de desquamation les cellules intestinales pronymphales acquièrent une bordure striée qu'elles ne possédaient pas au moment de leur différenciation. En fait cette bordure a une structure différente de celle de l'épithélium larvaire : elle est plus épaisse, irrégulière, effilochée, mais très riche en mucopolysaccharides neutres (fig. 32) ; KHAN (1964) a décrit aussi chez le jeune imago de *Locusta migratoria*, l'apparition différée d'une bordure striée.

Il se prépare immédiatement une seconde vague de bourgeonnement (fig. 32). Les bourgeons, avec ou sans vacuole, se forment au-delà de la bordure striée, se détachent, et se désintègrent finalement (fig. 32). Nous pensons qu'il s'agit d'une sécrétion apocrine qui va permettre la digestion de l'épithélium larvaire et des replis prénymphaux éliminés. Comme chez la chenille, on note d'ailleurs également l'émission de grains ribonucléoprotidiques isolés à travers la bordure striée (fig. 23).

Le stade prénymphal dure environ 1 jour 1/2, après quoi la mue nymphale donne naissance à la chrysalide.

C. — *Chrysalide* (fig. 33 Pl. VI, 34 et 40 Pl. VIII, 35 à 39 Pl. VII)

L'intestin de la chrysalide est le même que celui de la prénymphe et son évolution régressive se poursuit.

1. *Chrysalide de 10 heures* (fig. 33, 34, 35).

Chez la jeune chrysalide, le mésentéron diminue de longueur par suite du raccourcissement général de l'animal, mais il se trouve à nouveau distendu par l'accumulation des débris larvaires et prénymphaux et atteint 1 mm de diamètre. Ces déchets donnent une couleur jaune clair. Ils sont presque complètement digérés et forment une masse granulaire à caractère acide dans la cavité intestinale. Rappelons qu'à ce stade on peut encore déceler une importante activité enzymatique (PLANTEVIN, NARDON, LAVIOLETTE, 1967).

La seconde vague de bourgeonnement ébauchée chez la prénymphe est terminée. L'épithélium nymphal peut présenter divers aspects. On peut avoir la structure de la figure 33 : bordure striée reconstituée avec une zone à vacuoles sous-jacente. Le bourgeonnement a cessé, mais la sécrétion granulaire mérocrine continue. Les cellules épithéliales digestives peuvent aussi prendre un aspect effiloché. La coloration au Fast-green-Safranine fait alors bien apparaître 3 zones dans ces cellules nymphales (fig. 34). La base de ces cellules a une structure fibrillaire formée de très longs filaments safraninophiles orientés perpendiculairement à la basale, entremêlés à un réseau bleu beaucoup plus fin. La partie moyenne de la cellule, qui renferme le noyau, est granulaire et finement vacuolisée, par suite de la fragmentation des structures fibrillaires. La partie apicale, effilochée, correspond à la bordure striée (fig. 35). La sécrétion, de type mérocrine, se poursuit.

On retrouve donc à ce stade une structure très proche de celle de la cellule cylindrique larvaire.

A la base de l'épithélium, dans certaines zones, les cellules basales sont nettement en croissance ce qui indique qu'une rénovation partielle se produit après la 2e vague d'intense bourgeonnement. Chez la jeune chrysalide, on note également de très nombreuses pycnoses dans la gaine conjonctive.

2. *Chrysalide de 3 jours* (fig. 36).

Le mésentéron s'est considérablement raccourci et se présente comme un cylindre brun clair de 4 à 5 mm de long. Les tubes de Malpighi sont encore incolores à ce stade. En coupe transversale on voit que la gaine conjonctive est très réduite par suite de phénomènes de dégénérescence et le diamètre intestinal diminue de nouveau pour atteindre 0,7 mm. La desquamation de l'épithélium se poursuit par élimination en bloc de la partie apicale effilochée, mais le bourgeonnement n'intervient plus et paraît donc limité à la phase prénymphale. Dans certaines zones on observe des rénovations partielles à partir des cellules basales dont le nombre se raréfie. Mais les nids sont toujours régulièrement répartis, avec 2 ou 4 cellules seulement.

Dans les zones où la desquamation a atteint son stade ultime (fig. 36) les noyaux peuvent être éliminés également. L'épithélium est alors réduit à quelques fragments de cellules et aux nids de remplacement. Ce processus ne semble pas pouvoir s'assimiler à une sécrétion. On assiste donc chez la chrysalide à une érosion profonde de l'épithélium pronymphal. Les débris s'accumulent dans la lumière.

3. *Chrysalide de 5 jours* (fig. 37, 40).

Le raccourcissement s'est poursuivi et l'intestin moyen n'a plus que 2 à 2,5 mm de long. Il est brun foncé. Le diamètre se réduit à 0,4-0,5 mm, mais l'épithélium, après la phase de dégénérescence, se trouve maintenant complètement régénéré à partir des cellules basales (fig. 37).

Les cellules digestives sont très hautes, pouvant atteindre et même dépasser 100 μ. Elles n'ont pas de bordure striée (fig. 40). La partie basale est toujours riche en protéines basiques. La partie apicale est vacuolisée et tend à se désintégrer, mais sans bourgeonnement. Il existe encore à ce stade une activité phosphatasique, estérasique et glucosaminidasique (PLANTEVIN, NARDON, LAVIOLETTE, 1967). Il est donc possible que la desquamation apicale (fig. 40) corresponde encore à une sécrétion de type apocrine. On remarque dans le même temps une intense activité au niveau

des tubes de Malpighi qui deviennent très jaunes. Le proctodeum accumule les produits d'excrétion et sans doute aussi ceux qui proviennent du mésentéron. C'est pourquoi d'ailleurs on peut se demander si une véritable digestion se produit alors. Rappelons en outre l'absence de bordure striée. L'ampoule rectale a une couleur vert pâle.

Au niveau du mésentéron, les nids de remplacement sont réduits à une ou 2 cellules.

4. *Chrysalide de 7 jours* (fig. 38, 39).

Peu avant l'éclosion (qui se produit entre 7 et 9 jours) le mésentéron n'a plus que 2 mm de long et son diamètre de 0,3 à 0,4 mm (fig. 38). Les cellules sont du même type qu'au 5e jour, très hautes, avec une partie basale très compacte et une zone médiane et apicale réticulée et granulaire (fig. 39). On ne voit pas de bordure striée. Le phénomène de desquamation, encore visible au 5e jour (fig. 40) cesse, et apparaît de nouveau un intense bourgeonnement apical (fig. 39). L'intestin est alors pratiquement vide et l'absence de bordure striée nous conduit à penser qu'il n'existe probablement plus d'absorption. Les débris cellulaires ont sans doute la possibilité de s'accumuler dans l'ampoule rectale qui grossit, se charge de méconium et devient vert foncé.

5. *Imago.*

Le nouvel épithélium apparu au 5e jour de la nymphose se retrouve chez le jeune imago. Il n'y a donc pas d'épithélium imaginal proprement dit. Le phénomène de bourgeonnement visible au 7e jour de la chrysalide se poursuit chez le papillon en même temps que se déclenche un nouveau processus de dégénérescence qui va conduire à la disparition progressive du mésentéron.

L'essentiel de ces observations est résumé schématiquement dans le tableau 3.

DISCUSSION

I. — Histophysiologie des cellules caliciformes

A. — *Caractéristiques histochimiques*

Les cellules caliciformes découvertes par Leydig (1883) chez *Bombyx neustria* se rencontrent chez les Insectes uniquement dans l'intestin moyen des chenilles de Lépidoptères. Ces cellules ont été considérées au départ comme l'homologue des cellules de même nom rencontrées dans l'épithélium intestinal des Vertébrés. L'étude histochimique du contenu de ces cellules a fourni les résultats suivants : Przelecka (1963) a mis en évidence chez *Galleria*, outre la présence de phosphatases et estérases, l'existence de grosses granulations protéiques riches en acides aminés aromatiques associées à des phospholipides. Nos observations montrent dans les 2 espèces étudiées la présence constante d'éléments glycoprotéiniques disposés en réseau, et dont la fraction protéinique riche en tryptophane est essentiellement acide. Dans certaines conditions de fixation, il semblerait qu'une protéine plus basique puisse s'y trouver associée.

TABLEAU 2

Observations histologiques et histochimiques des types de sécrétion mérocrine et apocrine

Type de sécrétion		Morphologie	Bleu de toluidine pH 4,2	RPH	Fuchsine acide Vert de méthyl	Danielli	PAS	Bleu alcian pH 2,5
Mérocrine	Simple (*Pieris-Galleria*)	Vésicules 1 à 2 µ	Rose à mauve Membrane vert-bleu	Orange à incolore	Rose à incolore	—	+	++
	Complexe (*Galleria*)	Vésicules	Rose à mauve	Incolore		—	+	++
		Filaments	Verdâtre	Rose		+	—	—
		Grains compacts	Bleu foncé disparaissent après RNase	Rose à rouge		+	—	—
Apocrine	*Pieris*	Vésicules 1 à 2 µ	Mauve foncé	Orange	Rouge à brun	±	+	++
	Galleria	Flaques 4 à 8 µ	Verdâtre	Jaune	Rouge	+	—	—
		Réseau apical avant désintégration	Vert-bleu	Mailles rouges intérieur incolore ou jaune, parfois bleuâtre	Mailles rouges vif Intérieur incolore	+	+	+
		après désintégration						
		· fond diffus ou filamenteux	Verdâtre	Rose pâle à bleuâtre	Rosâtre	±	±	—
		· vésicules	Rose à mauve	Incolore	Verdâtre à incolore	Indiscernables	+	+
		· grains compacts	Bleu foncé disparaissent après RNase	Jaune ou rouge	Rouge	+	—	—

Par contre, en aucun cas, ces cellules ne présentent les caractéristiques histo chimiques de la cellule muqueuse caliciforme des Vertébrés, dont le contenu essentiellement formé d'un mélange de mucopolysaccharides neutres et sulfatés est très pauvre en protéines. Ceci confirme les observations de DAY (1949) travaillant sur *Ephestia kühniella* et *Pieris rapae*.

B. — *Rôle physiologique*

Selon TCHANG-YUNG-TAI (1929), les cellules caliciformes auraient uniquement un rôle sécréteur. Cependant PRZELECKA (1963) a montré qu'elles pouvaient absorber des lipides au moment de la digestion. L'étude d'ANDERSON et HARVEY (1966) au microscope électronique démontrant la présence de microvillosités analogues à celles de la bordure striée des cellules cylindriques, semblerait confirmer leur rôle absorbant chez *Cecropia*. Bien avant, TCHANG-YUNG-TAI avait déjà décrit une striation dans ces cellules, chez *Galleria*, striation que nous ne retrouvons pas ; mais cette divergence repose sans doute sur l'emploi de techniques histologiques différentes. Dans certains cas, chez *Pieris*, le contenu des cellules caliciformes apparaît en parfaite continuité avec la bordure striée. Cependant les différences histochimiques entre celle-ci et le contenu cellulaire apparaissent trop accentuées pour retenir l'hypothèse d'une parfaite identité, On pourrait donc penser, compte tenu des observations d'ANDERSON et HARVEY, que les microvillosités des cellules caliciformes pourraient participer à une sécrétion de nature différente de celle des cellules cylindriques.

II. — HISTOPHYSIOLOGIE DES CELLULES CYLINDRIQUES

Les cellules cylindriques se distinguent essentiellement des cellules caliciformes par leur morphologie, leurs caractéristiques histochimiques et leur mode de sécrétion.

A. — *Caractéristiques structurales et histochimiques*

Les cellules cylindriques ne présentent pas de vacuole centrale comme les cellules caliciformes. Les striations basales que nous avons décrites ont également été observées chez la chenille de *Cecropia* par ANDERSON et HARVEY (1966). Elles correspondent, au microscope électronique, à des invaginations profondes de la membrane cellulaire, délimitant des colonnes cytoplasmiques renfermant entre autres du réticulum endoplasmique et des mitochondries.

Les cellules cylindriques se caractérisent essentiellement par leur extrême richesse en ribonucléoprotéines et en protéines à caractère basique. Chez *Galleria*, comme l'avaient déjà signalé TCHANG-YUNG-TAI et PRZELECKA on trouve également des flaques irrégulières de protéines fuchsinophiles. De plus ces cellules élaborent à leur apex des grains renfermant des mucopolysaccharides acides, ce qui les différencie nettement des cellules caliciformes.

B. — *Les modalités de l'activité sécrétoire*

La structure même des cellules cylindriques nous indique que celles-ci sont engagées non seulement dans des phénomènes de transport, mais aussi dans des acti-

vités de synthèse. Ainsi, l'apex cellulaire renferme de très nombreux polysomes (ANDERSON et HARVEY, 1966).

1. *Comparaison des différents modes d'excrétion.*

Nous avons décrit une sécrétion de type mérocrine aussi bien chez *Galleria* que chez *Pieris*, mais elle est surtout visible chez ce dernier insecte où elle semble intervenir dans la constitution de la membrane péritrophique. Chez *Galleria*, la sécrétion mérocrine se diversifie beaucoup et les cellules émettent, en plus des vésicules métachromatiques, des filaments protéiques et des particules ribonucléoprotéiniques, fragments de leur cytoplasme.

Ce triple aspect (vésicules, filaments, particules) se retrouve encore au moment de l'intervention de la sécrétion apocrine. La seule différence est un enrichissement en fractions saccharidique et protéinique. De même, chez *Pieris*, les vésicules émises en phase apocrine paraissent plus riches en protéines que celles émises en phase mérocrine.

Nous sommes donc conduits à penser que dans les deux espèces étudiées, les deux modalités de la sécrétion ne sont pas fondamentalement différentes. Chez *Galleria* notamment on peut observer tous les intermédiaires. D'autre part, on peut rattacher le bourgeonnement au type apocrine. Le passage de la sécrétion mérocrine à la sécrétion apocrine et à la fragmentation apicale peut donc s'interpréter comme une simple accélération du même phénomène, s'accompagnant d'un enrichissement en matériel protéique (surtout basique) et saccharidique (sous forme de glycoprotéines essentiellement).

2. *Interprétation de la sécrétion apocrine chez* Galleria.

Le fait le plus marquant de la sécrétion des cellules cylindriques nous paraît être l'émission des vésicules métachromatiques qui augmente beaucoup en fin de stade au moment de la désintégration apicale. Sans entrer dans trop de détails, nous voudrions rappeler cependant que le phénomène sécrétoire tend actuellement à être considéré comme l'inverse du processus d'ingestion (voir STRAUSS, 1967). D'autre part, l'hypothèse est aujourd'hui soutenue par plusieurs auteurs que les lysosomes pourraient avoir la même origine que les grains zymogènes et participer à la sécrétion. En somme, les différentes descriptions de vacuoles sécrétoires qui abondent dans la littérature pourraient bien n'être que différents types de lysosomes, puisqu'il est admis maintenant que cette famille d'organites est très variée. On en a repéré dans les cellules épithéliales digestives de plusieurs espèces (STRAUSS, 1967). On sait d'autre part que les lysosomes renferment de nombreux enzymes, dont des phosphatases et des estérases, et plusieurs auteurs ont signalé aussi la présence de mucopolysaccharides acides.

C'est pourquoi nous avons envisagé comme possible que les vésicules métachromatiques émises par *Pieris* et *Galleria*, soient des lysosomes, libérant normalement leurs enzymes dans la lumière intestinale, mais pouvant aussi entraîner la lyse de la partie apicale des cellules en fin de stade, au moment où s'accélère l'excrétion. Un tel processus intervient dans le cycle de fonctionnement des glandes sébacées chez les Mammifères (voir W. STRAUS). Dans le but de vérifier cette hypothèse, nous avons fait quelques essais préliminaires de détection de la phosphatase acide et des estérases. Il existe effectivement une importante activité de la phosphatase acide 24 heures avant

la 4e mue, à l'apex des cellules cylindriques en voie de renouvellement. L'activité paraît essentiellement liée au réseau cytoplasmique et à la paroi des vacuoles quand on peut repérer celles-ci. L'activité estérasique, comme l'a déjà signalé PRZELECKA (1963) semble, par contre, s'étendre à toute la cellule, mais on peut repérer aussi des grains particulièrement nombreux à l'apex. Ces observations, bien que ne fournissant pas une preuve définitive, nous semblent cependant en accord avec notre hypothèse.

3. *Comparaison avec les observations de* TCHANG-YUNG-TAI.

Cet auteur pensait que le produit de sécrétion devait être invisible au microscope. C'est sans doute la raison, jointe à l'absence de techniques histochimiques, qui explique le fait qu'il n'ait pas vu la sécrétion de type mérocrine telle que nous la décrivons. D'autre part, il s'est surtout attaché à étudier ce qu'il appelle des « grains fuchsinophiles », arrangés ou non en « amas mûriformes ». PRZELECKA en donne des photos qui ressemblent assez peu aux schémas de TCHANG. Nous pensons qu'il s'agit en fait d'une erreur d'interprétation car nous ne les avons jamais retrouvés. Ce doit être la trame cytoplasmique grillagée telle qu'elle apparaît sur les figures 14 et 15 que ces auteurs ont pris pour des grains réfringents. Une autre hypothèse est possible car, dans ses dessins, TCHANG-YUNG-TAI figure des particules compactes hexagonales bien plus grosses que les vacuoles qu'on peut voir sur nos préparations. Il retrouve aussi des grains semblables dans les noyaux. Il se pourrait donc que cet auteur ait eu affaire à des lots de larves atteintes de polyhédrose. En effet, les corps d'inclusions viraux sont très fuchsinophiles et d'une taille correspondante à ses dessins.

4. *Sécrétion et dégénérescence.*

a) *Au cours de la vie larvaire.*

Selon TCHANG-YUNG-TAI (1929), les phénomènes de bourgeonnement ou de désintégration apicale devaient être assimilés à une phase de dégénérescence, faisant suite à l'excrétion des ferments. Son argumentation repose essentiellement sur le fait que ces processus sont surtout abondants en fin de stade larvaire, peu avant le renouvellement épithélial. Il convient de rejeter cette manière de voir pour les raisons suivantes déjà évoquées précédemment :

— passage progressif du type mérocrine au type apocrine,
— présence d'enzymes au cours de la désintégration apicale,
— enfin des types semblables interviennent dans le fonctionnement glandulaire dans l'ensemble du règne animal (exemple des glandes mammaires ou sébacées). Des modalités voisines de celles décrites chez *Galleria* et *Pieris* sont également retrouvées chez de nombreux insectes (Voir DAY-WATERHOUSE, 1953). Si elle paraît très répandue, la sécrétion apocrine n'est cependant pas un mode de sécrétion exclusif. Ainsi, chez *Locusta migratoria*, KHAN (1964) ne peut mettre en évidence ni bourgeonnement ni extrusions cytoplasmiques.

b) *Au cours de la nymphose.*

Durant la nymphose la situation se modifie. En effet la chenille cesse de s'alimenter. Cependant l'épithélium pronymphal, puis nymphal, présente encore des phénomènes de bourgeonnement et de désintégration apicale. Chez la prénymphe, ces processus traduisent encore une activité sécrétoire selon nous, car, d'une part l'activité enzymatique est encore importante à ce stade (PLANTEVIN et coll., 1967) et

d'autre part on observe la digestion progressive des replis épithéliaux éliminés. Cette situation se maintient chez la jeune chrysalide. Par contre, après le 3e jour, les figures de fragmentation observées doivent correspondre à un simple phénomène d'autophagie et de dégénérescence lié au changement de l'équilibre hormonal (disparition de l'hormone juvénile). Ceci n'exclut pas d'ailleurs que cette dégénérescence puisse continuer à s'effectuer grâce à l'activité des lysosomes comme nous le suggérions précédemment.

On aurait donc là un exemple très intéressant illustrant le fait qu'un même mécanisme cellulaire puisse être utilisé, selon les circonstances de l'environnement physiologique, soit pour une digestion extra-cellulaire (sécrétion mérocrine), soit pour une lyse intracellulaire (autophagie), soit enfin dans une combinaison des deux (sécrétion apocrine).

III. — Interprétation physiologique de la différenciation des cellules basales

A. — *La rénovation épithéliale*

Les cellules basales apparaissent comme des cellules de réserve destinées à remplacer les 2 types de cellules épithéliales. Outre les rénovations partielles intervenant tout au long de la vie larvaire et qu'on peut assimiler à un phénomène de restauration banale, il existe des rénovations totales avant chaque mue. Ce phénomène dont nous avons précisé la chronologie chez *Galleria* lors des 4e et 5e mues paraît assez général, du moins chez les Lépidoptères. Tchang le retrouve à toutes les mues larvaires et chez *Achroia grisella* également. Paillot (1938) le signale chez *Bombyx mori*. Mais Tahir-Bey (1929) en donne une description beaucoup plus détaillée, qui correspond à ce qu'on peut voir chez *Galleria*. Chez *Vanessa urticae*, Henson (1929) a également constaté un renouvellement de l'épithélium intestinal à chaque mue.

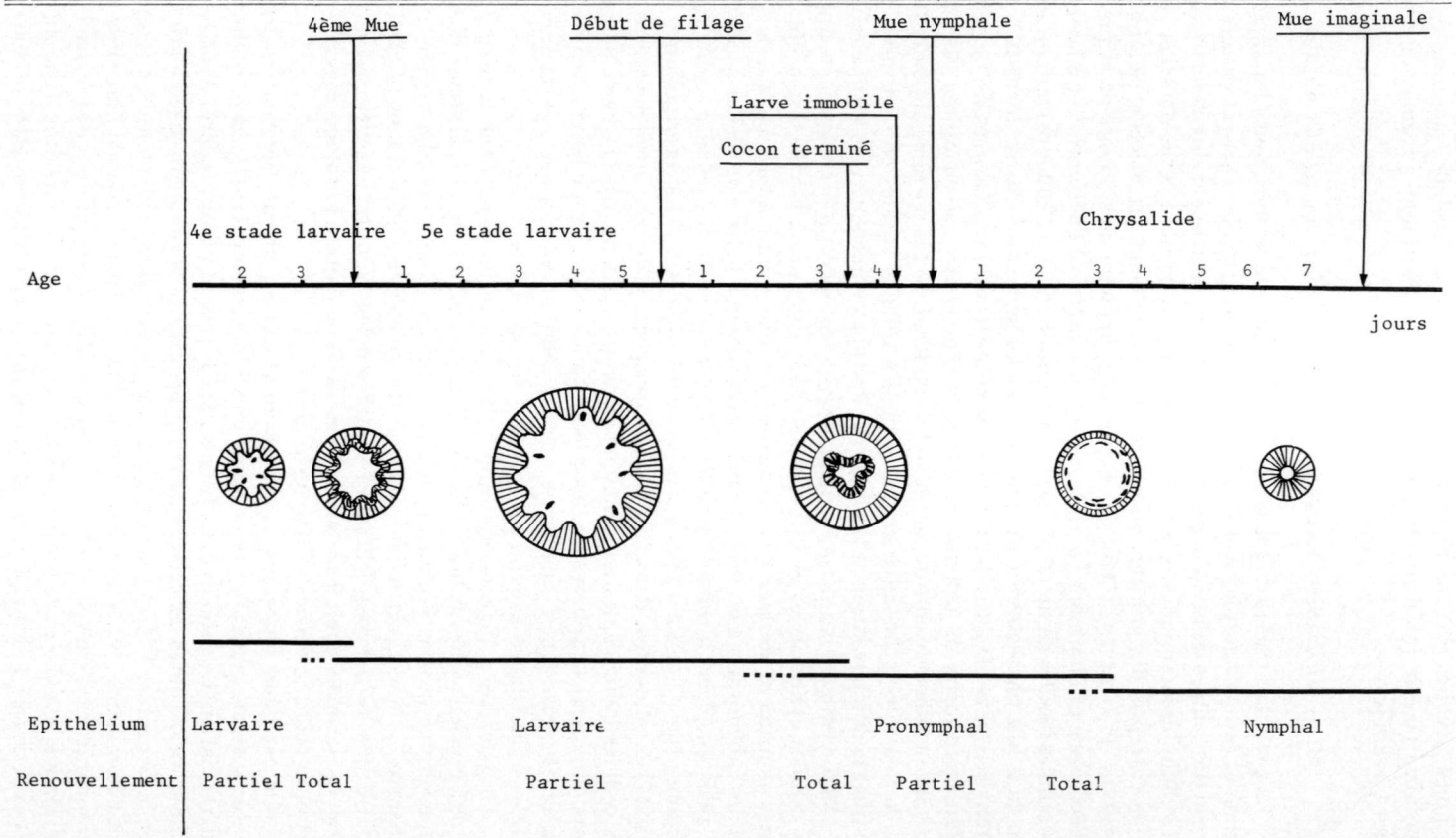
Chez *Galleria mellonella* le déclenchement du processus de rénovation intervient environ 24 heures avant la mue tégumentaire et la mise en place complète du nouvel épithélium intestinal s'achève dans les quelques heures qui la précèdent. Bien qu'il n'y ait pas synchronisme absolu entre les 2 phénomènes, leur lien paraît s'imposer, d'où l'hypothèse que la rénovation intestinale pourrait être aussi sous contrôle hormonal.

Cette opinion se trouve renforcée si l'on examine la mise en place de l'épithélium pronymphal. Ce processus a non seulement été décrit chez les Lépidoptères, mais aussi chez de très nombreux insectes holométaboles. Ainsi, Bushnell (1936) le retrouve chez la bruche *Acanthoscelides obtectus* et Green (1963) chez la guêpe *Vespa vulgaris*. Dans tous les cas il s'agit d'un rejet brutal de l'épithélium larvaire, un jour ou deux avant la nymphose.

Chez *Galleria mellonella*, des expériences de transplantation de mésentéron ou d'implantation de *corpora allata* actives dans la chrysalide ont montré que la disparition de l'homone juvénile en fin de 4e stade et au cours de la nymphose, paraissait induire la disparition des cellules caliciformes et la dégénérescence du mésentéron (Piepho et Holz, 1959 ; Piepho, 1963 ; Sehnal, 1968). En effet, chez les Lépidoptères, les cellules caliciformes disparaissent dans l'intestin pronymphal, alors qu'au cours

TABLEAU 3

Chronologie des renouvellements épithéliaux



des mues larvaires elles se redifférencient à partir des cellules basales. Se trouve donc ainsi posé le problème du mode d'action de l'hormone juvénile au cours des mues larvaires.

B. — *Hypothèse concernant la différenciation des cellules basales*

La première question qui se pose est de savoir si les hormones impliquées dans la mue et la métamorphose (ecdysone et hormone juvénile) agissent directement au niveau des cellules de remplacement comme elles interviennent directement au niveau des cellules épidermiques. C'est pour tenter de répondre à cette question que nous avons entrepris des cultures de mésentéron en milieux artificiels et semi-artificiels (NARDON, PLANTEVIN, 1968). Ces expériences préliminaires apportent la preuve que ni l'ecdysone ni l'hormone juvénile ne sont nécessaires à l'activation et à la croissance des cellules basales en fin de 5^{e} stade. Ceci n'implique pas d'ailleurs leur non-intervention dans une phase antérieure, par exemple au moment de la reconstitution des nids durant la 4^{e} mue. D'autre part, un mésentéron en culture prélevé en fin de 5^{e} stade ne différencie jamais de cellules caliciformes. Par contre, si on ajoute de l'hormone juvénile au milieu de culture, on en voit s'ébaucher. Se trouve donc apportée la preuve de l'action directe de cette hormone sur les cellules basales en croissance pour en modifier la différenciation et la détourner du type cylindrique vers le type caliciforme.

Mais comment ce détournement peut-il se concevoir ? Un examen approfondi des cellules cylindriques et caliciformes peut conduire à la conclusion que ces dernières pourraient dériver des premières. En effet, nous avons vu que le pied des cellules caliciformes a les mêmes caractéristiques que la base des cellules cylindriques. De plus, en phase intense d'activité sécrétoire, l'apex des cellules cylindriques se vacuolise (fig. 3) et PRZELECKA a pu ainsi décrire des formes intermédiaires entre les deux types cellulaires. Par ailleurs, en phase apocrine, des glycoprotéines apparaissent. Les cellules cylindriques peuvent donc prendre certains aspects morphologiques et histochimiques les rapprochant des cellules caliciformes. Enfin, les travaux de ANDERSON et HARVEY (1966) suggèrent que les cellules caliciformes pourraient être des cellules cylindriques avec une bordure striée invaginée.

On pourrait donc concevoir que le type cylindrique constitue la première étape de différenciation des cellules basales, le type caliciforme apparaissant comme une étape ultérieure sous l'influence de l'hormone juvénile. Cependant cette hypothèse se heurte à 2 objections majeures et doit être rejetée. En effet, d'une part, nous avons montré que les 2 types cellulaires se différencient simultanément, et d'autre part, selon ce schéma, comment pourrait-on expliquer que l'hormone n'agisse que sur certaines cellules basales et pas sur d'autres ?

On est donc finalement amené à envisager au niveau des cellules basales un double système génétique de contrôle où CL désignerait la séquence conduisant à la différenciation des cellules cylindriques, et CF celle induisant la formation des cellules caliciformes. Toutes les cellules de remplacement posséderaient la séquence CL, mais pas la séquence CF qui serait l'apanage de certaines seulement. La séquence CF serait dominante, mais ne pourrait s'exprimer qu'en présence de l'hormone juvénile qui jouerait alors un rôle d'effecteur. On pourrait d'autre part envisager que l'absence d'hormone juvénile en cours de nymphose entraîne quelques modifications du type CL. Les expériences de PIEPHO et les nôtres suggèrent en effet que cette hormone pourrait

favoriser le métabolisme protéique au niveau intestinal. Ce schéma impliquerait donc 2 sortes de cellules basales, à moins d'envisager un autre facteur pouvant localement inhiber la séquence CF et réguler ainsi le nombre respectif des 2 types cellulaires tout au long de l'intestin. Des expériences ultérieures tenteront de répondre à ces questions.

Reçu pour publication en octobre 1969.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Mme M.-C. GRÉGOIRE pour sa précieuse collaboration technique et X. KOLENKINE pour les conseils et les critiques qu'elle nous a toujours prodigués.

SUMMARY

HISTOLOGY AND MODALITIES OF SECRETION
OF THE MIDGUT OF *P. BRASSICAE* AND *G. MELLONELLA*.
CHRONOLOGY OF EPITHELIAL RENEWALS DURING LARVAL MOULTS
AND NYMPHAL AGE OF *G. MELLONELLA*.

1. An accurate histological study points out several modalities of secretion appearing in the midgut of *P. brassicae* and *G. mellonella*. There is no fundamental difference between the two species. Cylindrical cells present all types of variations from merocrine secretion to apocrine secretion.

2. Precise chronology of epithelial renewals during larval moults and nymphal age is noted.

3. This study of secretion and midgut renewal in two Lepidoptera species allows to discuss the problems of intestinal cell physiology under three points of view :

— Comparison with intestinal cells of Mammals.

— Relationship between the two cell types : cylindrical and goblet cells.

— Differentiation of these cells from basal cells : the hypothesis that it may be the consequence of a double genetic system of differentiation is proposed.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDERSON E., HARVEY W. R., 1966. Active transport by the *Cecropia* midgut. II. Fine structure of the midgut epithelium. *J. Cell Biol.*, **31**, 107-134.

BOUCLY-URISON M., 1951. La chenille de *Galleria mellonella* L. et son évolution entre deux mues successives. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **76**, 171-177.

BUSHNELL R. J., 1936. The development and metamorphosis of the mid intestinal epithelium of *Acanthoscelides obtectus*. *J. Morphol.*, **60**, 221-241.

DAY M. F., 1949. The occurence of mucoid substances in insects. *Austral. J. Sci. Res.*, Ser. B, **2**, 421-427.

DAY M. F., WATERHOUSE D. F., 1953. Structure of the alimentary system. In « *Insect Physiology* » Ed by Roeder (K. D.) John Wiley and Sons, N. Y.

GREEN T. L., 1933. Some aspects of the metamorphosis of the alimentary system in the wasp *Vespa vulgaris* (Hymenoptera). *Proc. Zool. Soc.* London, 629-644.

HENSON H., 1929. On the development of the midgut in the larval stages of *Vanessa urticae* (Lepidoptera). *Quart. J. micr. Sci.*, **73**, 86-105.

KHAN M. A., 1964. Histological changes related to the secretion of digestive enzymes in the midgut and cæca of *Locusta migratoria* L. (Orthoptera : Acridiidae). *Proc. r. entomol. Soc.*, London, A, **39**, 118-124.

LEYDIG, 1883. *Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere.* Bonn.

NARDON P., PLANTEVIN G., 1968. La métamorphose du mésenteron de *Galleria mellonella.* Étude histologique en culture. Influence de divers facteurs (Actinomycine, Puromycine, Ecdysone, Hormone juvénile). *Session d'Embryologie expérimentale des Invertébrés,* Clermont-Ferrand.

PAILLOT A., 1938. Les processus de la mue dans l'intestin moyen des chenilles du *Bombyx* du mûrier. *C. R. Acad. Sci. Fr.* Paris, **206**, 1992-1994.

PIEPHO H., 1963. Wirkung des juvenilhormons auf den mitteldarm der wachsmotte. *J. Insect. Physiol.*, **9**, 713-719.

PIEPHO H., HOLZ I., 1959. Verjungung des mitteldarmes von schmetterlingen. *Biol. Zbl.*, **78**, 417-424.

PLANTEVIN G., NARDON P., LAVIOLETTE P., 1967. Évolution de l'activité enzymatique du mésentéron de larves de *Galleria mellonellla* en culture. *Second International Colloquium on invertebrate tissue culture* (Tremezzo, Como). 81-101.

PRZELECKA A., 1963. Cytochemical investigations on lipid assimilation by the caterpillars *Galleria mellonella* L. *Folia Biol.*, **11**, 353-416.

SEHNAL F., 1968. Influence of the *corpus allatum* on the development of internal organs in *Galleria mellonella. J. Insect. Physiol.*, **14**, 73-86.

SEHNAL F., MEYER A. S., 1968. Larval pupa transformation control by juvenile hormone. *Science*, **159**, 981-984.

STRAUS W., 1967. Lysosomes, phagosomes and related particles. In *Enzyme Cytology*, 239-319, Ed by Roodyn, Academic Press.

TAHIR-BEY, 1929. Recherches histophysiologiques sur le tube digestif du ver à soie au cours de la mue. *Bull. Histol. appl. Pathol. Techn. Microsc.* Lyon, **6**, 361-370.

TCHANG-YUNG-TAI, 1929. L'histogenèse et l'histophysiologie de l'épithélium de l'intestin moyen chez un Lépidoptère (*Galleria mellonella*). *Bull. Biol.*, **12**, 1-144.

Ann. Zool. Écol. anim., 1970, **2** (1), 51-77.

MISE AU POINT D'UN MILIEU ARTIFICIEL POUR L'ÉLEVAGE AU LABORATOIRE DES LARVES DE L'EUDÉMIS DE LA VIGNE, *LOBESIA BOTRANA* DEN. ET SCHIFF (*LEPIDOPTERA TORTRICIDAE*)

Gilberte GUENNELON, Claude SENDER, F. D'ARCIER et H. AUDEMARD
avec la collaboration technique de Marie-Louise CHASTELLIÈRE

Station de Zoologie,
Centre de Recherche d'Avignon, 84 - Montfavet
Institut national de la Recherche agronomique

RÉSUMÉ

Un milieu artificiel comportant de la poudre de feuille de vigne et un broyat de raisin mûr a permis d'élever trente générations successives de *Lobesia botrana* au laboratoire. Différents critères biologiques sont examinés dans cet élevage : rendement, *sex-ratio*, durée du développement larvaire et nymphal, longévité et fécondité des adultes, taux d'éclosion des œufs. Les insectes dont le développement se produit sur milieu artificiel sont comparés aux Eudémis élevés sur raisin ou pomme, ainsi qu'aux individus récoltés dans la nature. Les adultes issus du milieu ont un taux d'accouplement et une fertilité plus faibles. Malgré cet inconvénient, les techniques d'alimentation artificielle décrites permettent une production permanente et régulière de *L. botrana*, au rythme d'une génération tous les 37 jours en moyenne et avec un coefficient de prolifération de 16,5. Les femelles obtenues peuvent être utilisées pour le piégeage sexuel dans les vignobles. La technique d'élevage employée est cependant trop coûteuse pour permettre une production massive.

INTRODUCTION

L'espèce *Lobesia botrana* suscite actuellement une attention nouvelle dans les pays de vignobles soumis à ses ravages. En effet, les phénomènes d'attraction sexuelle sont à l'étude chez cet insecte. Les précisions déjà apportées dans ce domaine par GÖTZ (1939, 1951), ainsi que par CHABOUSSOU et CARLES (1962), ouvrent d'utiles perspectives aux Avertisseurs agricoles, qui essaient de remplacer le piégeage ali-

mentaire traditionnel des Eudémis par le piégeage sexuel, plus efficace. Par ailleurs, il semble intéressant d'envisager l'intégration de nouvelles armes de destruction, telles les méthodes autocides, dans la lutte menée contre ce ravageur.

Il est évident que la conduite des différentes recherches concernées implique l'existence d'une production permanente de *L. botrana* au laboratoire.

En élevage, la chenille de l'Eudémis peut être alimentée de différentes façons. Sur végétal, on obtient le développement à partir d'organes de la vigne que les larves dévorent dans la nature au printemps et en été (feuilles jeunes, inflorescences, grains de raisin vert ou mûr). Toutefois, dans le but d'élever *L. botrana* en toute saison et d'éviter les inconvénients d'un végétal se détériorant trop vite, les auteurs cherchent à remplacer l'hôte principal de l'insecte par des hôtes secondaires ou par des plantes non attaquées dans la nature. C'est ainsi que DELMAS et REGNOUX ont élevé le ravageur sur baies de daphné au laboratoire de Zoologie de l'École nationale d'Agriculture de Montpellier (communication personnelle des auteurs), tandis que ROEHRICH (1968) a obtenu et étudié le développement des larves sur différents feuillages (troène, laitue, laurier-cerise, mahonia, fusain, chou) ainsi que sur pomme, à la Station de Zoologie agricole du Sud-Ouest. L'élevage sur pomme s'est montré le plus favorable et une technique pratique a été mise au point par MAISON et PARGADE (1967) dans le même laboratoire. Les avantages présentés par cette nouvelle méthode permettent actuellement à TOUZEAU et VONDERHEYDEN (1968) de faire fonctionner, de façon assez satisfaisante, l'élevage permanent destiné à l'approvisionnement en femelles du réseau de pièges sexuels de la Station d'Avertissements agricoles de Cenon (Gironde).

Dans le domaine de l'alimentation artificielle des larves d'Eudémis, une première tentative a été faite par MOREAU (1965) qui a obtenu le développement de l'insecte sur un milieu semi-synthétique constitué essentiellement de poudre de feuille de vigne et de levure de bière. Nous avons répété cet essai ; puis, en cherchant à améliorer plusieurs aspects de l'élevage, nous avons été conduits à modifier la composition chimique du milieu de MOREAU.

La présente note est consacrée à la description et à la critique de la méthode d'élevage que nous avons adoptée, après deux années d'étude, pour une production permanente d'Eudémis au laboratoire.

I. — MÉTHODES EXPÉRIMENTALES ET MATÉRIEL UTILISÉ

1. *Élevage des adultes et obtention des œufs*

Les papillons d'Eudémis sont placés par couples isolés ou par groupes de cinq couples dans des boîtes cylindriques en polystyrène transparent de 100 mm de diamètre et 80 mm de hauteur, contenant un abreuvoir d'eau sucrée à 5 p. 100 et fermées par un couvercle grillagé (fig. 1). L'élevage s'effectue dans une pièce à température et hygrométrie constantes (20°C, 80 p. 100 d'HR), soumise à l'éclairage naturel.

D'activité essentiellement crépusculaire, les papillons s'accouplent et pondent à partir de la deuxième soirée suivant leur éclosion ; ils déposent des œufs isolés sur le plastique des boîtes. Deux fois par semaine, les adultes sont transférés dans de nouveaux récipients. Les œufs éclosent après 6 à 7 jours d'incubation à 20°C.

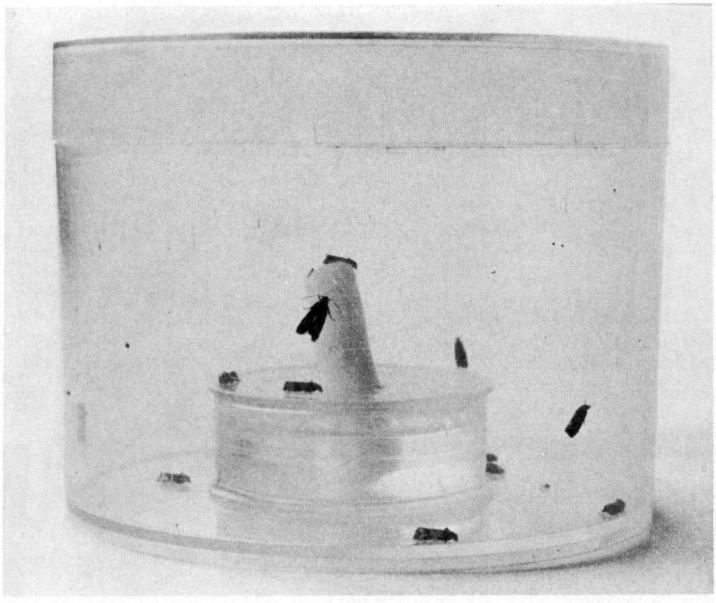


FIG. 1. — *Boîte de ponte pour l'élevage de* Lobesia botrana

2. *Élevage des larves et des nymphes*

Le développement larvaire et nymphal s'effectue dans une cellule climatisée (25° ± 1°C, 70 p. 100 d'HR), éclairée pendant 18 heures par jour au moyen de tubes fluorescents. Dans les conditions de température et de photopériode choisies, les nymphes ne subissent pas de diapause. L'Eudémis se classe en effet parmi les insectes de « jours longs », d'après les travaux de KOMAROVA (1949) sur le déterminisme de la diapause chez la Tordeuse. Les chenilles sont alimentées soit sur grain de raisin mûr, soit sur pomme, soit sur milieu artificiel.

a) *Élevage-témoin sur grain de raisin mûr.*

Des larves nouveau-nées sont installées sur cinq ou six grains de raisin, groupés sur un papier buvard dans une boîte cylindrique en polystyrène de 80 mm de diamètre et 30 mm de hauteur. Deux ou trois fois par semaine, les chenilles sont transférées sur de nouveaux fruits et la nymphose s'effectue contre les bords des boîtes ou entre les grains de raisin.

b) *Élevage-témoin sur pomme.*

La technique adoptée diffère peu de celle de MAISON et PARGADE (1967). Une pomme est placée dans chaque boîte de ponte sur un papier buvard, peu avant l'éclosion des œufs. Quelques feuilles de laitue ou de pissenlit, appliquées sur le fruit, facilitent l'attaque des jeunes larves dans la région du pédoncule. Avant de fermer le récipient par un couvercle grillagé, on glisse autour de la pomme un ruban de papier ondulé transparent dont les cannelures servent d'abris de nymphose aux chenilles âgées.

c) *Élevage expérimental sur aliment artificiel.*

Le milieu semi-synthétique que nous utilisons est peu différent, dans sa structure physique et sa constitution chimique, de la plupart des préparations déjà utilisées par d'autres auteurs pour l'élevage de divers Lépidoptères phytophages (GUENNELON, 1968). Après différents tâtonnements, nous avons retenu la formule qui est indiquée dans le tableau 1.

La poudre de feuille de vigne est préparée au laboratoire, par dessèchement du feuillage dans un séchoir à air chaud Lequeux, fonctionnant à 65°C pendant 16 heures et pulvérisation dans un broyeur Forplex muni d'une grille à trous de 1 mm. Il est possible de conserver le raisin (variété *Gros-vert*) à — 30°C dans un congélateur pendant toute l'année.

TABLEAU I

Composition chimique du milieu semi-synthétique utilisé pour l'alimentation des larves de L. botrana

Eau distillée	100	cm³
Agar (1)	5	g
Cellulose (2)	6	g
Feuille de vigne	20	g
Grain de raisin mûr sans pépins	70	cm³
Protéolysat de caséine (3)	7	g
Glucose	3,5	g
Cholestérol	0,6	g
Huile de pépins de raisin	0,4	cm³
Sels de Wesson (4)	2	g
Levure de bière (5)	6	g
Mélange vitaminé à support glucosé (4)	4	g
Acide ascorbique	1	g
Nipagine	0,1	g
Acide benzoïque	0,25	g

N. B. Il apparaît utile d'indiquer ici les établissements d'où proviennent certains constituants.

(1) Billault, 18, rue de-la-Haie-Coq, 93 - Aubervilliers.

(2) Dannatt, 198, rue Saint-Jacques, 75 - Paris.

(3) Girard et Mounier, 33, rue de Vilmorin, 94 - Vitry-sur-Seine.

(4) Touzard et Matignon, 3, rue Amyot, 75 - Paris, pour la « Nutritional biochemicals corporation » (U. S. A.).

(5) Vitalevor, 42, rue de Saint-Dié, 67 - Strasbourg.

FIG. 2. — *Boîte de milieu artificiel pour l'élevage de* Lobesia botrana

La fabrication du milieu est relativement simple. L'eau et l'agar sont chauffés jusqu'à ébullition, puis refroidis à 56°C environ ; un agitateur électrique permet de garder le mélange homogène pendant toute l'opération. Après broyage dans un mixeur Turmix tournant pendant 2 minutes à la vitesse de 15 000 tours par minute, le raisin est chauffé au bain-marie jusque vers 56°C. Les autres ingrédients, tous en poudre, sont mélangés dans un mixeur Waring fonctionnant pendant 1 minute à la vitesse de 20 000 tours par minute. On verse dans cet appareil l'agar et le raisin et l'ensemble est remué pendant quelques secondes à la vitesse de 15 000 tours, puis 2 minutes à 20 000 tours par minute. Le pH de la préparation finale est approximativement de 4,5.

Le milieu encore chaud est réparti dans deux catégories de boîtes cylindriques en polystyrène, mesurant respectivement 45 et 80 mm de diamètre, 15 et 30 mm de hauteur. Les unes reçoivent en moyenne 14 grammes de milieu sur une épaisseur de 7 mm, les autres 56 grammes en couche de 9 mm. Les chenilles de *L. botrana* présentant une thigmotaxie positive, on facilite leur installation en rayant la surface des milieux avec une aiguille aseptisée.

Les larves nouveau-nées sont prélevées individuellement dans les récipients de ponte, avec un pinceau fin. Cinq chenilles sont introduites dans les petites boîtes, cinquante dans les grandes.

Des précautions de propreté doivent être prises au cours de toutes les opérations successives dans cet élevage non-aseptique. Un appareil à rayonnement ultraviolet, muni d'un ventilateur, permet dans une certaine mesure d'assainir l'air du laboratoire et la présence de substances antimicrobiennes dans le milieu empêche la multiplication de microorganismes nuisibles à l'élevage.

La nymphose s'effectue dans les boîtes d'élevage des larves, à l'intérieur des milieux, à leur surface ou contre le bord des couvercles. Il n'est pas nécessaire d'ouvrir ces récipients avant de récolter les papillons éclos (fig. 2).

3. *Critères utilisés*

Plusieurs critères sont examinés au cours de l'évolution des générations successives, afin de juger de la valeur de l'aliment offert aux larves. Il s'agit principalement du *rendement de l'élevage*, exprimé par le *pourcentage de papillons obtenus par rapport au nombre de larves installées*, des durées du développement larvaire et nymphal, du *sex-ratio*, de la longévité et de la fécondité des adultes, du pourcentage d'éclosion des œufs. Des remarques sont faites sur la morphologie des papillons obtenus.

Dans la présente étude, les critères relatifs au développement des larves et des nymphes n'ont été évalués que pour les premières générations de l'élevage-témoin sur pomme et pour toute la production sur milieu. Par contre, les critères concernant les adultes ont été examinés chez les insectes récoltés dans la nature, dans tous les élevages-témoins (sur raisin et sur pomme) et dans tous les essais d'alimentation artificielle.

4. *Origine des insectes élevés*

Les Eudémis installés sur pomme nous ont été fournis par la Station de Zoologie agricole du Sud-Ouest, où plusieurs générations avaient été déjà produites sur le même aliment.

Dans l'élevage sur milieu artificiel, nous avons été conduits à expérimenter à partir de trois souches différentes, recueillies à l'état de chrysalides ou de larves âgées dans les vignobles de la région de Montfavet. On sait que dans le sud-est de la France, trois générations complètes se développent d'avril à octobre ; leurs larves s'alimentent de nourritures différentes. En avril éclosent les adultes de la génération hivernante, que nous appelons N. A., dont les chenilles se sont nourries sur raisin mûr à l'automne précédent et dont les nymphes ont subi une diapause. En juin et juillet, les adultes de la première génération, N. B, proviennent de larves développées sur inflorescences ; en août, ceux de la deuxième génération, N. C, sont issus de chenilles nourries sur raisin vert.

Nous avons donc élevé sur milieu artificiel des descendants de N. A, N. B et N. C, dans les séries respectives d'essais A, B et C.

Enfin, ce sont des Eudémis issus de N. C qui ont été utilisés dans l'élevage-témoin sur raisin mûr au laboratoire.

5. *Élevages réalisés*

Le développement de deux seules générations a été obtenu sur grain de raisin, au cours de l'été 1966 ; nous avons dû abandonner rapidement l'élevage car il était difficile de le maintenir dans un bon état sanitaire. Seize générations successives ont été élevées sur pomme entre septembre 1966 et avril 1968, mais une infestation gênante d'Acariens nous a contraints à interrompre cette production. Enfin, en alimentation artificielle, l'élevage de la série A a donné lieu au développement de trente générations successives entre avril 1966 et avril 1969. Celui des séries B et C,

commencé pendant l'été 1966, n'a pas été poursuivi au-delà de 12 et 11 générations respectivement, les résultats obtenus s'étant montrés très proches de ceux de la série A.

II. — RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les critères retenus dans la présente étude ont été contrôlés de façon systématique pendant les deux premières années de l'élevage et moins régulièrement par la suite, à partir de mai 1968. Nous n'exposerons ici que les résultats obtenus avant cette date.

1. *Rendement des élevages*

Il semble préférable de ne pas tenir compte des rendements des essais-témoins sur raisin ; les faibles pourcentages relevés peuvent en effet s'expliquer par l'emploi d'une technique d'élevage imparfaite, de nombreuses larves jeunes s'étant noyées.

Les rendements moyens des autres essais sont groupés dans le tableau 2. La comparaison des valeurs obtenues fait ressortir une différence entre l'élevage sur pomme

TABLEAU 2

Rendements moyens des différents élevages effectués sur pomme et sur milieu artificiel

Aliment			Nombre de générations	Rendement moyen (p. 100)	Écart-type de la moyenne	Intervalle de confiance P = 0,01
Pomme			4	18,3	3,24	18,92
Milieu artificiel	Lots de 5 larves	A	19 (1)	70,7	1,30	3,74
		B	6	69,8	2,22	8,95
		C	5	72,7	2,22	10,32
	Lots de 50 larves	A, B, C	30	70,8		
		A	13 (1)	53,7	1,71	5,22
		B	7	50,2	2,39	8,85
		C	8	51,9	2,42	8,46
		A, B, C	28	52,6		

(1) 20 et 14 générations ont été élevées à partir de la souche A, par lots de 5 et 50 individus, respectivement ; mais il n'est pas tenu compte des rendements obtenus pour la 11e génération, dont les larves ont subi d'importantes variations de température dues à plusieurs pannes d'un climatiseur.

et celui sur milieu. Même en tenant compte du nombre plus faible de générations suivies, la variation des résultats de l'essai sur pomme est nettement plus importante. L'élevage sur milieu apparaît beaucoup plus homogène et son rendement satisfaisant est très supérieur à celui de l'élevage sur pomme.

Il n'y a pas de différence entre les séries A, B et C, ainsi que le montre le calcul des intervalles de confiance des moyennes au seuil P = 0,01 ; par contre, une différence se manifeste entre les deux méthodes d'élevage des larves, par lots de cinq et de cinquante individus.

Afin de confirmer cette différence et, par ailleurs, d'examiner l'évolution des rendements au cours des générations successives élevées sur milieu artificiel, une analyse statistique a été effectuée pour les résultats de la série A (analyse de variance, test F). Les comparaisons ont porté sur les 7e à 20e générations, les sources de variation étant le procédé d'élevage (groupes de cinq ou cinquante larves) et les générations successives (tabl. 3).

TABLEAU 3

Rendements obtenus pour les générations successives de la série A, dans les élevages en lots de 5 et 50 larves sur milieu artificiel

Génération	Rendement (p. 100)		Génération	
	Lots de 5 larves	Lots de 50 larves	Total	Moyenne
M_7	80,3	55,4	135,7	67,8
M_8	65,9	41,5	106,7	53,3
M_9	67,8	52,4	120,2	60,1
M_{10}	59,2	45,6	104,8	52,4
M_{12}	74,5	52,6	127,1	63,5
M_{13}	74,1	52,7	126,8	63,4
M_{14}	71,9	64,5	136,4	68,2
M_{15}	70,0	58,6	128,6	64,3
M_{16}	75,4	57,7	133,1	66,5
M_{17}	72,8	47,9	120,7	60,3
M_{18}	67,1	51,9	119,0	59,5
M_{19}	71,1	56,1	127,2	63,6
M_{20}	72,6	59,8	132,4	66,2
Méthode (1) Total	922,7	696,7		
Méthode (1) Moyenne	70,9	53,6		

(1) Différence significative au seuil P = 0,01 (test F)

Nous avons vérifié les hypothèses de base. L'étude graphique de la distribution montre que celle-ci est normale, malgré un léger biais dû aux résultats de M_8 et M_{10}. Par ailleurs, on n'observe pas de liaison moyennes-variances.

Il existe une différence significative entre les deux techniques utilisées, mais non entre les générations successives, au seuil P = 0,01.

La méthode d'élevage par lots de cinq larves peut donc être considérée comme la meilleure, mais nous n'avons pas précisé les raisons de la différence observée.

Chaque Eudémis dispose d'un poids de milieu beaucoup plus important dans les boîtes de 45 mm de diamètre (2,8 g) que dans celles de 80 mm (1,1 g) ; cependant, cette dernière quantité suffit très largement aux exigences de la larve, puisqu'il a été possible, dans un essai, d'obtenir le développement de plusieurs générations successives dans une même boîte de 80 mm. L'augmentation de mortalité en fonction du nombre de larves semble due au fait que les larves ont plus de chances de se rencontrer. Le cannibalisme est plus important et les chenilles se gênent mutuellement pour tisser les abris de soie dans lesquels elles se nourrissent, ce qui peut nuire à leur évolution.

En dépit des inconvénients précités, les rendements obtenus chez les lots de cinquante larves peuvent être regardés comme satisfaisants et le principe de l'élevage de groupe doit être retenu dans l'optique d'une production massive de la Tordeuse. Par ailleurs, le maintien des valeurs du rendement, au cours de nombreuses générations successives, démontre la possibilité d'effectuer l'élevage permanent d'Eudémis au laboratoire.

2. *Sex-ratio*

Le *sex-ratio* évalué dans la présente étude est le quotient du nombre de papillons mâles par le nombre de papillons femelles obtenus. Dans le tableau 4 sont indiquées les valeurs moyennes du *sex-ratio*, calculées pour l'élevage-témoin sur pomme et pour les différents essais sur milieu artificiel.

TABLEAU 4

Sex-ratio *des papillons obtenus dans les différents élevages sur pomme et sur milieu artificiel*

Aliment			Nombre total d'adultes obtenus	*Sex-ratio* moyen
Pomme			886	1,10
Milieu artificiel	Lots de 5 larves	A	4 556	1,03
		B	1 198	0,90
		C	1 171	1,06
		A, B, C	6 925	0,99
	Lots de 50 larves	A	7 531	1,03
		B	2 461	0,98
		C	3 245	1,06
		A, B, C	13 237	1,03
	Lots de 5 et 50 larves	A, B, C	20 162	1,02

Il apparaît inutile d'effectuer une analyse de variance des résultats obtenus, les nombres d'insectes produits étant de façon générale très importants.

Les moyennes obtenues, aussi bien sur pomme que sur milieu, sont très proches de 1. Les différentes techniques d'élevage utilisées sont donc satisfaisantes, en ce qui concerne le *sex-ratio* des papillons produits.

3. *Durées du développement larvaire et nymphal*

Il n'a pas été possible d'évaluer séparément, pour chaque individu, la durée du développement larvaire et celle de la nymphose. En effet, la larve d'Eudémis se chrysalide dans un cocon de soie à paroi épaisse, qu'il faut déchirer pour savoir si la nymphe est formée. Nous avons donc mesuré le laps de temps s'écoulant entre l'installation de la larve nouveau-née et l'émergence du papillon.

Le tableau 5 permet de comparer les durées moyennes du développement larvaire et nymphal dans l'élevage sur pomme et dans les différents essais sur milieu artificiel, réalisés en lots de cinq ou de cinquante larves, à partir des trois souches A, B, C recueillies dans la nature.

TABLEAU 5

Durées moyennes du développement larvaire et nymphal, dans les différents élevages sur pomme et sur milieu artificiel

Aliment			Nombre de générations	Durée du développement (en jours)	Écart-type de la moyenne	Intervalle de confiance P = 0,01
Pomme			4	28,8	0,602	2,427
Milieu artificiel	Lots de 5 larves	A	19	27,1	0,283	0,814
		B	6	26,8	0,180	0,726
		C	5	26,7	0,362	1,667
		A, B, C	30	27,0		
	Lots de 50 larves	A	13	26,6	0,564	1,723
		B	7	27,7	0,709	2,628
		C	8	26,8	0,348	1,218
		A, B, C	28	26,9		

L'examen des durées moyennes et de leur intervalle de confiance indique qu'il n'y a pas de différence significative entre ces durées. Le détail des durées montrerait une variation que l'on peut attribuer à des différences de qualité des pommes pour l'élevage sur fruit et à quelques différences de température suivant l'emplacement des boîtes de milieu dans la pièce conditionnée.

La durée minimale du développement individuel varie entre 21 et 25 jours, sur pomme et sur milieu ; elle est égale à 22 jours dans la majorité des cas. Les durées maximales sont beaucoup plus variables ; elles s'échelonnent de 34 à 95 jours sur fruit, de 31 à 72 jours sur milieu. Cependant, les variations individuelles sont peu importantes dans le dernier cas, puisque 95 p. 100 des papillons émergent entre le 21e et le 33e jour de l'élevage, aussi bien dans les lots de cinquante individus que dans ceux de cinq larves (fig. 3). Les adultes qui éclosent plus tardivement présentent

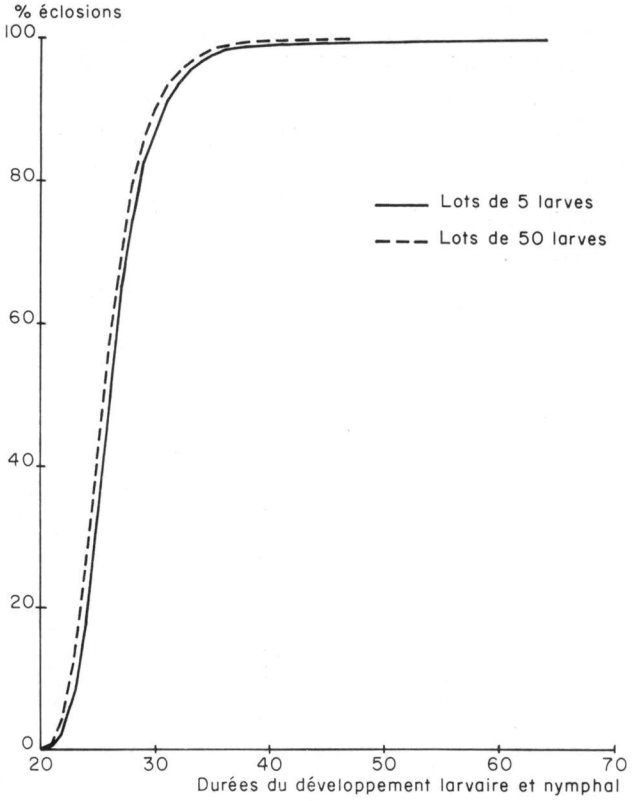


FIG. 3. — *Courbes cumulatives des éclosions d'adultes en fonction de la durée du développement larvaire et nymphal, dans l'élevage de* Lobesia botrana *sur milieu artificiel*

parfois des anomalies : taille inférieure à la normale, ailes mal déplissées. Dans la pratique d'un élevage, il est donc inutile de conserver les milieux au-delà du 33e jour.

Des observations systématiques effectuées chez un certain nombre d'individus élevés sur milieu permettent d'évaluer approximativement à 4,4,3,3 et 3 jours les durées moyennes de développement des cinq stades larvaires successifs ; par la suite, 10 jours s'écoulent entre le moment où la larve complètement développée cesse de se nourrir et l'émergence de l'adulte ; cette durée comporte 2 jours de tissage du cocon et de prénymphose, puis 8 jours de nymphose proprement dite.

Les durées de développement obtenues pour les 7e à 20e générations de la série A

alimentées sur milieu artificiel (tabl. 6) ont fait l'objet d'une analyse statistique (variance, test F). Nous avons examiné les variations dues aux générations, aux méthodes d'élevage (par lots de cinq ou de cinquante larves), au sexe et à l'interaction méthode × sexe.

TABLEAU 6

Durées moyennes du développement larvaire et nymphal chez les mâles et les femelles pour les générations successives de la série A, dans les élevages en lots de 5 et de 50 larves sur milieu artificiel

Génération		Durées ♂ (en jours)		Durées ♀ (en jours)		Génération (1)	
		Lots de 5 larves	Lots de 50 larves	Lots de 5 larves	Lots de 50 larves	Total	Moyenne
M_7		27,1	27,4	28,2	28,8	111,5	27,9
M_8		27,2	27,9	27,7	28,3	111,1	27,8
M_9		27,5	28,4	28,2	29,0	113,1	28,3
M_{10}		28,6	29,5	30,1	30,4	118,6	29,7
M_{12}		26,9	28,7	27,7	32.0	115,3	28,8
M_{13}		27,6	28,8	28,7	29,9	115,0	28,8
M_{14}		28,0	26,6	27,5	26,9	109,0	27,3
M_{15}		26,9	25,7	27,2	26,7	106,5	26,6
M_{16}		24,8	25,0	25,3	25,8	100,9	25,2
M_{17}		26,1	25,4	26,4	25,5	103,4	25,9
M_{18}		25,4	24,2	25,7	24,8	100,1	25,0
M_{19}		28,2	25,6	28,4	26,0	108,2	27,1
M_{20}		25,4	24,2	25,3	24,7	99,6	24,9
Interaction méthode × sexe	Total....	349,7	347,4	356,4	358,8		
	Moyenne	26,9	26,7	27,4	27,6		
Sexe (1)	Total....	697,1		715,2			
	Moyenne	26,8		27,5			
Méthode	Total....	706,1 (lots de 5 larves)		706,2 (lots de 50 larv.)			
	Moyenne	27,2		27,2			

(1) Différence significative au seuil P = 0,01 (test F).

La différence significative que l'on observe entre les générations ne peut être que le reflet d'une variation des conditions de température appliquées, d'autant plus qu'aucune relation n'apparaît entre l'ordre des générations et les durées de développement. L'évolution larvaire et nymphale est un peu plus lente chez les femelles que chez les mâles, la différence étant de l'ordre de 1 jour (la même différence s'observe également dans les essais sur pomme et dans les séries B et C de l'élevage sur milieu artificiel).

Il n'y a pas d'interaction méthode × sexe.

TABLEAU 7

Longévité des adultes mâles et femelles provenant de la nature et des élevages sur pomme et sur milieu artificiel

Groupement des adultes	Origine des adultes	Nombre de générations	Adultes ♂			Adultes ♀		
			Longévité (en jours)	Écart-type de la moyenne	Intervalle de confiance P = 0,01	Longévité (en jours)	Écart-type de la moyenne	Intervalle de confiance P = 0,01
Couples isolés	Nature	3	11,6	1,805	17,915	12,7	1,060	10,521
	Pomme	17	14,1	0,749	2,188	16,5	0,725	2,118
	Milieu (1)	31	12,4	0,368	1,012	17,6	0,370	1,018
Couples groupés par 5	Pomme	15	11,5	0,801	2,385	14,3	0,568	1,691
	Milieu (1)	28	11,8	0,271	0,751	15,9	0,327	0,906

(1) Les résultats relatifs aux trois séries A, B et C ont été groupés en raison de l'homogénéité des valeurs obtenues.

4. *Longévité des adultes*

Le tableau 7 indique les longévités moyennes des papillons mâles et femelles récoltés dans les vignobles ou provenant de la production de laboratoire sur pomme et sur milieu artificiel, les adultes étant élevés soit par couples isolés, soit en groupes de cinq couples. L'examen des moyennes et des intervalles de confiance ne fait ressortir aucune véritable différence entre les alimentations et entre les méthodes, pour un même sexe. Par contre, si l'on considère les longévités des mâles et des femelles, les résultats font apparaître une différence probable entre les sexes des adultes issus du milieu ; la longévité des femelles est supérieure à celle des mâles. Il n'en est pas ainsi pour les papillons provenant de la nature et des pommes, vraisemblablement en raison de la variabilité des valeurs obtenues.

Afin de préciser ces résultats, une analyse statistique (variance, test F) a été entreprise pour les longévités des adultes des 2e à 16e générations sur pomme (tabl. 8)

TABLEAU 8

Longévité des adultes mâles et femelles, pour les générations successives de l'élevage sur pomme

Génération		Longévité des adultes ♂ (en jours)		Longévité des adultes ♀ (en jours)		Génération (1)	
		Couples isolés	Couples groupés par 5	Couples isolés	Couples groupés par 5	Total	Moyenne
P_2		18,4	13,5	20,2	15,4	67,5	16,9
P_3		13,9	12,4	16,5	16,7	59,5	14,9
P_4		16,3	14,9	20,6	16,0	67,8	17,0
P_5		17,8	12,5	14,5	15,6	60,4	15,1
P_6		16,4	21,3	15,8	17,6	71,1	17,8
P_7		17,7	11,3	18,2	13,1	60,3	15,1
P_8		13,3	11,5	16,0	14,9	55,7	13,9
P_9		8,4	9,7	11,2	11,5	40,8	10,2
P_{10}		14,3	10,2	13,0	13,2	50,7	12,7
P_{11}		14,1	13,0	16,8	14,8	58,7	14,7
P_{12}		13,2	12,8	17,6	16,6	60,2	15,1
P_{13}		11,0	12,9	14,4	15,5	53,8	13,5
P_{14}		12,2	9,6	15,1	12,5	49,4	12,4
P_{15}		12,5	9,9	14,1	12,3	48,8	12,2
P_{16}		7,4	8,0	11,8	9,8	37,0	9,3
Interaction méthode × sexe	Total....	206,9	183,5	235,8	215,5		
	Moyenne	13,8	12,2	15,7	14,4		
Sexe (1)	Total....	390,4		451,3			
	Moyenne	13,0		15,0			
Méthode (1)	Total....	442,7 (couples isolés)		399,0 (couples groupés)			
	Moyenne	14,8		13,3			

(1) Différence significative au seuil P = 0,01 (test F).

et des 7e à 18e générations sur milieu (tabl. 9). Nous avons examiné les variations dues aux générations, aux méthodes d'élevage et à l'interaction méthode × sexe. Dans les essais sur pomme, une différence significative est observée pour les généra-

TABLEAU 9

Longévité des adultes mâles et femelles, pour les générations successives de l'élevage sur milieu artificiel

Génération		Longévité des adultes ♂ (en jours)		Longévité des adultes ♀ (en jours)		Génération	
		Couples isolés	Couples groupés par 5	Couples isolés	Couples groupés par 5	Total	Moyenne
M_7		12,5	10,9	13,9	15,3	52,6	13,2
M_8		13,1	9,7	19,1	16,2	58,1	14,5
M_9		11,9	11,0	18,5	17,1	58,5	14,6
M_{10}		10,9	11,7	15,4	13,7	51,7	12,9
M_{11}		12,0	11,0	16,6	13,7	53,3	13,3
M_{12}		12,8	9,3	17,6	14,4	54,1	13,5
M_{13}		11,9	10,9	15,5	13,8	52,1	13,0
M_{14}		13,8	11,3	18,9	14,4	58,4	14,6
M_{15}		13,8	11,2	15,7	16,6	57,3	14,3
M_{16}		12,9	12,2	17,0	15,9	58,0	14,5
M_{17}		10,6	10,9	16,2	17,7	55,4	13,9
M_{18}		10,7	9,2	16,2	15,3	51,4	12,9
Interaction méthode × sexe	Total....	146,9	129,3	200,6	184,1		
	Moyenne	12,2	10,8	16,7	15,3		
Sexe (1)	Total....	276,2		384,7			
	Moyenne	11,5		16,0			
Méthode (1)	Total....	374,5 (couples isolés)		313,4 (couples groupés)			
	Moyenne	14,5		13,1			

(1) Différence significative au seuil P = 0,01 (test F).

tions, les méthodes et les sexes ; en ce qui concerne les générations, la différence relevée semble provenir de la variabilité du développement des larves, qui ont été nourries avec des pommes de qualité très inégale. En alimentation artificielle, une différence significative apparaît seulement pour les méthodes et les sexes.

Il peut être conclu que la technique d'élevage par couples isolés est plus favorable à la survie des adultes (la différence de longévité étant de l'ordre de 10 p. 100) ; les papillons femelles vivent quelques jours de plus que les mâles, aussi bien dans une production sur fruit que sur milieu artificiel.

5. *Ponte et fécondité des adultes*

a) *Méthode des couples isolés.*

Les résultats obtenus dans les essais de ponte effectués avec des couples isolés d'adultes conduisent à distinguer deux groupes. Un certain nombre de couples pondent des œufs fécondés ; ils sont donc fertiles. Les autres couples ne déposent que des œufs apparemment non fécondés ou ne pondent aucun œuf ; ces insectes peuvent être considérés comme stériles.

Les pourcentages de couples appartenant à chaque catégorie ont été déterminés chez les Eudémis récoltés dans la nature et chez ceux qui proviennent des différents élevages de laboratoire. Les valeurs obtenues ont été examinées statistiquement par la méthode de l'analyse de l'information (ARBONNIER, 1966). Nous avons effectué un test d'homogénéité globale en comparant les proportions de couples fertiles et stériles pour l'ensemble des résultats, puis les paires de résultats en utilisant des tables de contingence ; les calculs nous ont permis de déterminer à l'aide d'une table de χ^2 la signification des différences au seuil de P = 0,01 (tabl. 10). Toutefois, au seuil

TABLEAU 10

Pourcentages moyens de couples fertiles, chez les papillons provenant de la nature et des élevages sur raisin, pomme et milieu artificiel

(méthode des couples isolés)

Origine des adultes	Nombre de générations	Pourcentage de couples fertiles	Classement (1)
Raisin	2	90,0	*a*
Nature	5	83,0	*a b*
Pomme	17	68,1	*b*
Milieu A	20	29,0	*c*
Milieu B	6	20,1	*c*
Milieu C	5	26,3	*c*

(1) Les pourcentages suivis de la même lettre ne diffèrent pas significativement entre eux, au seuil P = 0,01 (méthode de l'analyse de l'information).

très voisin de P = 0,02, les résultats obtenus pour les insectes de la nature ne sont pas significativement différents de ceux de l'élevage sur pomme.

En définitive, si l'on considère les pourcentages de couples fertiles, l'alimentation sur raisin semble meilleure que celle sur pomme. Il n'y a pas de différence entre les séries A, B et C de l'élevage sur milieu, mais les moyennes obtenues en alimentation artificielle sont différentes de toutes les autres, auxquelles elles sont notablement inférieures, quelle que soit la génération élevée. De tels résultats mettent en évidence une influence certaine de l'alimentation larvaire sur la reproduction des adultes et les problèmes qui se posent à ce sujet seront discutés dans les pages ultérieures.

Parmi les couples stériles de l'élevage sur milieu, 21 p. 100 ne pondent que des

œufs apparemment stériles et 79 p. 100 ne déposent aucun œuf. Ces proportions sont peu différentes de celles que l'on observe chez les couples stériles provenant de la nature et de l'alimentation sur pomme.

L'étude des pourcentages de couples fertiles a été complétée par l'évaluation de la fécondité chez ces papillons (tabl. II). L'examen des moyennes et des inter-

TABLEAU II

Nombres moyens d'œufs pondus par couple fertile, chez les papillons provenant de la nature et des élevages sur raisin, pomme et milieu artificiel

(méthode des couples isolés)

Origine des adultes	Nombre de générations	Nombre moyen d'œufs par couple fertile (1)	Écart-type de la moyenne	Intervalle de confiance P = 0,01
Nature	5	97	6,952	32,007
Raisin	2	138	8,000	(2)
Pomme	17	123	5,692	16,626
Milieu A	20	153	6,234	17,842
Milieu B	6	177	7,970	32,135
Milieu C	5	139	12,229	56,302

(1) Ces données ont été calculées en considérant chaque génération comme une répétition.

(2) Due au nombre trop restreint de générations, la valeur élevée de l'intervalle de confiance (509, 256) ne présente pas de signification ; elle n'est pas indiquée.

valles de confiance fait ressortir pour l'élevage sur raisin un manque de données, ce qui augmente considérablement l'intervalle de confiance (509, 256) et lui enlève toute signification. D'une manière générale d'ailleurs, l'interprétation est rendue délicate par les valeurs élevées des intervalles, qui font apparaître la variabilité des nombres d'œufs pondus. Il paraît intéressant de constater toutefois que la fécondité des papillons est relativement importante dans tous les essais sur milieu artificiel, bien que les pourcentages de couples fertiles soient très peu élevés.

b) *Méthode des couples groupés.*

L'alimentation artificielle s'étant montrée peu favorable à la reproduction de couples isolés, nous avons étudié la ponte d'insectes groupés en plus grand nombre. Des essais systématiques ont été effectués avec des lots de cinq couples, appartenant à l'élevage-témoin sur pomme et à la production sur milieu. 95 p. 100 des lots de papillons ont pondu des œufs fertiles dans le premier cas, 84 p. 100 dans le second. La fécondité moyenne par femelle des lots fertiles s'est élevée à 105 œufs pour les deux élevages. Cependant, de telles valeurs n'ont pas été analysées, car elles ne reflètent pas ce qui se passe réellement, le nombre de femelles fertiles ne pouvant être évalué.

Dans le but pratique de déterminer les conditions d'élevage les plus satisfaisantes, il est apparu intéressant de comparer les nombres moyens d'œufs déposés par couple mis en expérience dans les deux méthodes appliquées (ponte par couples

TABLEAU I2

Nombres moyens d'œufs pondus par couple mis en expérience, chez les papillons provenant des élevages sur pomme et sur milieu artificiel (série A)

Pomme					Milieu artificiel (série A)				
Génération	Nombre moyen d'œufs pondus par couple mis en expérience		Génération (1)		Génération	Nombre moyen d'œufs pondus par couple mis en expérience		Génération	
	Couples isolés	Couples groupés par 5	Total	Moyenne		Couples isolés	Couples groupés par 5	Total	Moyenne
P_2	132	143	275	137,5	M_6	50	90	140	70,0
P_3	149	183	332	166,0	M_7	42	65	107	53,5
P_4	154	121	275	137,5	M_8	78	70	148	74,0
P_5	126	95	221	110,5	M_9	53	61	114	57,0
P_6	91	170	261	130,5	M_{10}	24	71	95	47,5
P_7	124	128	252	126,0	M_{11}	31	63	94	47,0
P_8	75	110	185	87,5	M_{12}	33	61	94	47,0
P_9	24	63	87	43,5	M_{13}	54	44	98	49,0
P_{10}	67	68	135	67,5	M_{14}	28	78	106	53,0
P_{11}	81	160	241	120,5	M_{15}	48	99	147	73,5
P_{12}	42	92	134	67,0	M_{16}	61	114	175	87,5
P_{13}	11	15	26	13,0	M_{17}	51	153	204	102,0
P_{14}	78	53	131	65,5	M_{18}	32	108	140	70,0
P_{15}	57	68	125	62,5					
P_{16}	23	21	44	22,0					
Méthode					Méthode (1)				
Total	1 234	1 490			Total	585	1 077		
Moyenne	82,3	99,3			Moyenne	45,0	82,8		

(1) Différence significative au seuil P = 0,01 (test F).

isolés et par groupes de cinq couples), en alimentation sur pomme d'une part et sur milieu, d'autre part. Il faut préciser qu'il n'a pas été tenu compte des œufs pondus par les couples isolés stériles et par les lots de cinq couples stériles, la présence de ces œufs non viables étant inutile à l'élevage et pouvant fausser les évaluations de rendements.

Une analyse statistique a été effectuée (variance, test F) pour 15 générations élevées sur pomme et 13 de la série A sur milieu (tabl. 12). Pour les papillons issus de l'élevage-témoin, il n'y a pas de différence significative entre les méthodes ; par contre, une différence significative au seuil P = 0,01 existe entre les générations, qui semble due à l'inégalité des pommes utilisées. Pour les insectes produits sur milieu, on n'observe pas de différence significative entre les générations, ce qui témoigne de la régularité de l'alimentation offerte ; une différence significative au seuil P = 0,01 apparaît entre les méthodes. Les couples groupés pondent davantage d'œufs que les isolés dans un élevage sur milieu.

Des essais complémentaires effectués avec des lots de plus de cinq couples ont montré que les papillons d'Eudémis peuvent être groupés en nombres importants. Mais, quelle que soit la méthode de ponte adoptée, le nombre moyen d'œufs déposés par couple mis en expérience est plus élevé dans l'élevage sur pomme que dans la production sur milieu.

6. *Taux d'éclosion des œufs pondus par les couples isolés fertiles et par les lots fertiles de couples groupés*

Quelle que soit la provenance des papillons mis en expérience, les œufs déposés par les couples isolés fertiles et par les lots fertiles de couples groupés ne donnent pas tous naissance à des larves. Parmi ceux qui meurent sans éclore, un certain nombre

TABLEAU 13

Taux d'éclosion des œufs pondus par les papillons provenant de la nature et des élevages sur raisin, pomme et milieu artificiel

Origine des adultes	Méthode d'élevage	Nombre de générations	Pourcentage moyen d'éclosion (1)	Écart-type de la moyenne	Intervalle de confiance P = 0,01
Nature	Couples isolés	5	94,4	0,954	4,392
Raisin	Couples isolés	2	89,6	4,200	(2)
Pomme	Couples isolés	17	82,7	1,627	4,752
	Couples groupés par 5	15	86,9	1,825	5,433
Milieu	Couples isolés	31	73,2	1,711	4,705
	Couples groupés par 5	29	71,1	1,485	4,103

(1) Ces données ont été calculées en considérant chaque génération comme une répétition.
(2) Due au nombre trop restreint de générations, la valeur élevée de l'intervalle de confiance (509, 256) ne présente pas de signification ; elle n'est pas indiquée.

TABLEAU 14

Taux d'éclosion des œufs pondus par des couples isolés et des couples groupés appartenant aux générations successives des élevages sur pomme et sur milieu artificiel (série A)

Pomme					Milieu artificiel (série A)				
Génération	Pourcentage d'éclosion des œufs		Génération (1)		Génération	Pourcentage d'éclosion des œufs		Génération	
	Couples isolés	Couples groupés par 5	Total	Moyenne		Couples isolés	Couples groupés par 5	Total	Moyenne
P_2	81,1	82,9	164,0	82,0	M_6	66,0	64,5	130,5	65,2
P_3	79,6	83,4	163,0	81,5	M_7	50,1	67,6	117,7	58,8
P_4	83,7	91,0	174,7	87,3	M_8	66,9	64,5	131,4	65,7
P_5	84,1	89,7	173,8	86,9	M_9	57,9	72,6	130,5	65,7
P_6	95,2	93,5	188,7	94,3	M_{10}	68,8	56,7	125,5	62,7
P_7	85,7	94,2	179,9	89,9	M_{11}	73,6	55,7	129,3	64,6
P_8	82,2	90,1	172,3	86,1	M_{12}	69,5	58,1	127,6	63,8
P_9	78,4	95,7	174,1	87,0	M_{13}	71,1	64,1	135,2	67,6
P_{10}	71,6	73,5	145,1	72,5	M_{14}	68,5	66,1	134,6	67,3
P_{11}	78,4	85,8	164,2	82,1	M_{15}	87,4	71,5	158,9	79,4
P_{12}	81,0	86,1	167,1	83,5	M_{16}	75,2	75,3	150,5	75,2
P_{13}	75,0	70,9	145,9	72,9	M_{17}	72,1	83,7	155,8	77,9
P_{14}	87,0	87,3	174,3	87,1	M_{18}	63,7	81,7	145,4	72,7
P_{15}	88,1	89,5	177,6	88,8					
P_{16}	67,0	82,3	149,3	74,6					
Méthode (1)					Méthode				
Total	1 218,1	1 295,9			Total	890,8	882,1		
Moyenne	81,2	86,4			Moyenne	68,5	67,9		

(1) Différence significative au seuil P = 0,01.

contiennent un embryon, souvent achevé (stade capsule céphalique noire), tandis que les autres œufs sont apparemment non fécondés ; on les reconnaît dès la ponte à leur teinte claire et homogène, et ils se dessèchent rapidement.

Le tableau 13 indique les pourcentages d'éclosion des œufs déposés par les insectes de la nature et des élevages de laboratoire sur raisin, pomme et milieu. L'examen des moyennes et des intervalles de confiance fait ressortir pour l'élevage sur raisin un manque de données, ce qui augmente considérablement l'intervalle de confiance (267, 360) et lui enlève toute signification. Une différence probable se manifeste en fonction de l'alimentation des larves. Comme en ce qui concerne la fertilité des papillons, la pomme est moins favorable que l'aliment naturel, mais supérieure au milieu.

Pour comparer l'influence de la méthode d'élevage, une analyse statistique a été entreprise (analyse de variance, test F) sur les pourcentages d'éclosion des œufs des 2e à 16e générations sur pomme et des 6e à 18e générations de la série A sur milieu (tabl. 14). Nous avons examiné les variations dues aux méthodes et aux générations. Pour l'élevage sur pomme, une différence significative au seuil $P = 0{,}01$ apparaît entre les méthodes et les générations ; le groupement des couples semble donc favorable à la viabilité des œufs et, par ailleurs, on retrouve l'hétérogénéité de génération en génération, déjà constatée pour les autres critères. Pour l'élevage sur milieu, il n'existe aucune différence significative, ni entre les méthodes ni entre les générations.

Le taux d'éclosion des œufs se maintient donc à une valeur satisfaisante dans la production sur milieu artificiel.

Parmi les œufs non éclos des différents essais, plus de 50 p. 100 sont des œufs apparemment non fécondés, quels que soient l'origine des Eudémis, l'alimentation des larves et le mode d'élevage des papillons. La plupart des autres œufs contiennent un embryon achevé tandis qu'une faible minorité présente un embryon mort prématurément. Relativement aux œufs non fécondés, les œufs morts juste avant l'éclosion sont plus nombreux dans les élevages sur milieu et pomme que dans la descendance des Eudémis récoltés dans la nature ou développés au laboratoire sur raisin.

7. *Considérations sur la reproduction des Eudémis élevés sur milieu artificiel*

Il semble que le milieu utilisé convienne au développement de l'Eudémis, puisqu'un pourcentage relativement élevé de larves nouveau-nées donne naissance à des papillons d'apparence normale, après des temps d'évolution comparables chez les différents individus. Par contre, les adultes obtenus sont moins aptes à se reproduire que ceux de la nature ou des élevages-témoins sur fruits. La constatation de cet état de fait, dès le début de nos expériences, nous a incités à rechercher les causes possibles du défaut considéré.

Les conditions de température et de photopériode adoptées au laboratoire n'ont pu être incriminées, puisqu'elles ont été les mêmes pour tous les élevages de larves et tous les essais de ponte. Cependant, afin de déterminer si les conditions plus variables du milieu naturel pouvaient favoriser la reproduction des Eudémis élevés sur milieu, nous avons effectué l'élevage complet de deux générations successives, simultanément au laboratoire et sous abri dans la nature. Or, les résultats obtenus dans les deux cas ont été tout à fait comparables en ce qui concerne le pour-

centage de couples isolés fertiles, la fécondité moyenne de ces insectes et le taux d'éclosion des œufs déposés. Les conditions artificielles de température et de photopériode ne semblent donc pas influer sur la reproduction des adultes.

Il a paru intéressant, par ailleurs, de savoir si l'origine des larves développées sur milieu pouvait exercer une influence sur la reproduction des adultes obtenus. C'est la raison pour laquelle nous avons élevé des descendants des trois générations annuelles de la nature (A, B et C) qui, rappelons-le, diffèrent de façon importante par la période d'évolution et l'alimentation de leurs larves. Or, il a été montré que les pourcentages de couples fertiles obtenus dans les trois séries ne sont pas différents statistiquement ; par ailleurs, les moyennes de fécondité des couples et les taux d'éclosion des œufs sont aussi tout à fait comparables. La génération naturelle d'origine ne semble donc pas influer sur la reproduction des adultes.

Les conditions d'élevage et l'origine des insectes ne paraissant pas intervenir, le milieu alimentaire doit être considéré comme le principal responsable du défaut de reproduction constaté. Il faut remarquer ici que, dès la première génération produite au laboratoire, la proportion de couples isolés fertiles ne dépasse pas respectivement 43, 12 et 8 p. 100 dans les séries A, B et C développées sur milieu, tandis qu'elle atteint 88 p. 100 dans l'élevage sur raisin et 79 p. 100 dans celui sur pomme. Elle oscille de façon très variable entre 8 et 48 p. 100 au cours des dix-neuf générations suivantes produites sur milieu. L'effet dépressif de l'alimentation artificielle est immédiat et d'emblée important. Il ne s'amplifie pas de génération en génération, contrairement à ce que l'on pouvait attendre chez un insecte qui se développe sur trois nourritures successives différentes dans la nature. La constance de la formule artificielle utilisée ne peut donc être mise en cause pour expliquer la moins bonne reproduction des Eudémis élevés sur milieu.

Pour améliorer la physiologie reproductrice de *L. botrana*, il reste à examiner soigneusement la composition chimique de l'aliment artificiel. Des modifications qualitatives et quantitatives ont déjà été apportées ; mais elles n'ont pas été suivies de résultats bien encourageants, malgré l'aptitude que montrent les larves à se développer sur des formules très diverses. On peut se demander si l'absence de certains germes sur les milieux ne constitue pas une carence alimentaire pour les chenilles d'Eudémis ; on rencontre en effet souvent ces dernières au niveau de moisissures ou de pourritures, dans la nature ou dans l'élevage sur fruits. MAISON et PARGADE (1967) ont d'ailleurs montré qu'une inoculation de *Botrytis cinerea* dans les pommes favorise le développement des larves.

Nous n'avons pu effectuer le contrôle systématique des accouplements survenus dans les différents lots de papillons. Toutefois, tous les accouplements que nous avons pu observer chez des couples isolés ont été suivis de la ponte d'œufs fertiles. Par ailleurs, la dissection de plusieurs femelles, après accouplement, a montré la présence d'un spermatophore dans leur bourse copulatrice ; aucun spermatophore n'a été trouvé chez de nombreuses femelles âgées n'ayant pas pondu ou n'ayant déposé que des œufs stériles. L'ensemble des observations réalisées laisse supposer que la stérilité d'un fort pourcentage de couples isolés, dans l'élevage sur milieu, provient du fait que ces insectes ne s'accouplent pas. La dissection de nombreux papillons mâles et femelles, effectuée peu après leur éclosion, a montré des organes reproducteurs analogues à ceux des adultes-témoins ; mais il est possible que les phénomènes d'at-

traction sexuelle varient en nature et en intensité, en fonction de l'aliment absorbé par les larves. Des essais de croisements ont été réalisés entre des adultes de l'élevage-témoin sur pomme et des papillons produits sur milieu. Les pourcentages moyens de couples isolés fertiles se sont élevés à 35 et 40 p. 100, selon le sens des croisements (♂ sur pomme et ♀ sur milieu, ♂ sur milieu et ♀ sur pomme). Bien qu'un peu supérieurs aux valeurs obtenues pour les couples issus du milieu (27 p. 100), les pourcentages relevés dans les expériences de croisements demeurent notablement moins élevés que ceux des élevages-témoins. La physiologie reproductrice des papillons développés sur milieu présente donc un caractère défectueux chez les deux sexes.

Il apparaît que les chances d'accouplement sont plus nombreuses au sein d'une population d'Eudémis que chez un ensemble équivalent de couples isolés, si l'on considère les résultats obtenus pour les lots de cinq couples (pourcentages de lots fertiles et fécondités moyennes) dans l'élevage sur milieu, comme d'ailleurs également dans celui sur pomme.

La formule d'alimentation artificielle choisie n'est pas seulement défavorable à l'accouplement des papillons. Elle agit également sur la fécondation des ovocytes chez les femelles qui se sont accouplées, ainsi que sur le développement embryonnaire, puisque le taux de la mortalité des œufs déposés par les couples fertiles (œufs morts en cours d'évolution et œufs non fécondés) se montre plus élevé dans l'élevage sur milieu que dans les pontes des papillons-témoins.

La présente étude offre un nouvel exemple d'incidences de l'alimentation sur la physiologie de l'Insecte. Toutefois, nous ne sommes pas en mesure d'expliquer le mécanisme de l'influence exercée par le milieu artificiel sur la reproduction de l'Eudémis. Il serait intéressant, à plusieurs points de vue, que des recherches nutritionnelles approfondies soient entreprises pour tenter de résoudre les problèmes qui sont ici posés.

8. *Discussion relative à la pratique de l'élevage de* L. botrana

A la suite de l'élevage de trente générations d'Eudémis sur milieu artificiel, il apparaît tout à fait possible de maintenir une production régulière et continue de l'insecte au laboratoire, dans les conditions décrites et au rythme approximatif d'une génération tous les 37 jours. Cette durée moyenne comporte 27 jours d'évolution larvaire et nymphale à 25°C, 3 jours de préoviposition pour le papillon femelle à 20°C et 7 jours d'incubation pour l'œuf à cette même température.

Parmi les diverses techniques utilisées dans nos essais, la plus pratique d'emploi est celle qui consiste à élever les larves en groupes de cinquante et les papillons en lots de cinq couples. Dans de telles conditions, le coefficient de prolifération de l'élevage, d'une génération à la suivante, peut être calculé selon la formule

$$C = \frac{R}{2} \times L_f \times F \times E,$$

dans laquelle R est le rendement en adultes obtenus par rapport au nombre de larves installées (le *sex-ratio* est, rappelons-le, très voisin de 1), L_f le pourcentage de lots fertiles de papillons, F la fécondité moyenne par couple appartenant à ces lots fer-

tiles, E le pourcentage d'éclosion des œufs. Si l'on utilise les valeurs moyennes obtenues dans nos essais pour l'ensemble des séries A, B et C, on obtient

$$C = \frac{52,6}{2 \times 100} \times \frac{84,3}{100} \times 105 \times \frac{71,1}{100} = 16,5.$$

Cela signifie que la population de l'élevage augmenterait suivant une progression géométrique de raison 16,5, de génération en génération, si l'on installait sur le milieu toutes les larves nouveau-nées disponibles.

Il est possible d'augmenter les populations de larves et d'adultes dans l'élevage sur milieu. Cependant, l'augmentation du nombre de larves installées par unité de volume du milieu se traduit par une diminution du rendement en adultes ; l'augmentation du nombre de papillons, dans les boîtes de ponte, provoque un raccourcissement de la longévité. L'organisation d'un élevage massif sur milieu nécessiterait l'emploi d'autres techniques que celles utilisées dans la présente étude.

Le coût moyen des ingrédients du milieu a été évalué en décembre 1968 à 2,85 centimes par adulte produit.

Parmi les techniques d'élevage utilisant des organes végétaux (feuilles, inflorescences, fruits), seule l'alimentation sur pomme permet une production abondante d'Eudémis. Dans notre laboratoire, le développement de seize générations successives sur ce fruit s'est déroulé approximativement au même rythme que l'élevage sur milieu, la durée moyenne d'une génération ayant été de 36 jours. Les résultats semblent ici correspondre à ceux de nos collègues MAISON et PARGADE (1967) et TOUZEAU et VONDERHEYDEN (1968), qui ont pratiqué l'élevage semi-massif de l'Eudémis sur pomme, dans des conditions quelque peu différentes des nôtres.

Nous avons obtenu sur pomme un coefficient de prolifération de 8, donc deux fois plus faible que celui de l'élevage sur milieu. Il atteint le double du coefficient évalué par TOUZEAU et VONDERHEYDEN, mais la différence observée peut s'expliquer par le caractère plus massif de l'élevage effectué par ces auteurs. Il est impossible d'évaluer avec précision le coût de l'alimentation sur pomme, en raison de la variabilité du prix des fruits selon la saison et la provenance, ainsi que de l'inégalité des rendements obtenus. Dans un élevage tel que celui que nous avons pratiqué, le coût moyen a été de l'ordre de 0,5 à 1 centime par adulte produit. Ce prix est notablement inférieur à celui du papillon développé sur milieu ; mais la difficulté de se procurer et de conserver de gros stocks de pommes rend cette méthode peu pratique pour un élevage massif.

Il est intéressant de signaler que des femelles d'Eudémis obtenues sur milieu ont permis la capture de nombreux mâles au cours d'un essai de piégeage sexuel, effectué en 1969 dans un vignoble de Provence. Il semble donc qu'un élevage sur milieu puisse être utilisé par les Avertisseurs agricoles, au même titre qu'une production sur pomme.

Les recherches sur l'alimentation artificielle se poursuivent actuellement vers la mise au point de formules à la fois plus favorables à la reproduction des Eudémis et de prix plus modique. De premiers essais d'alimentation des larves sur un milieu moins coûteux, mis au point pour l'élevage du Carpocapse par l'un de nous (SENDER, 1969) ont donné de bons rendements, mais la reproduction de couples isolés d'adultes n'a pas été améliorée.

Les recherches s'orientent également vers la mise au point de techniques d'éle-

vage massif, tout particulièrement en ce qui concerne l'installation des jeunes larves sur les milieux et la récolte des papillons. Des résultats prometteurs ont été déjà obtenus dans ce domaine.

III. — CONCLUSIONS

1° Un milieu artificiel a été mis au point pour l'élevage des larves de *Lobesia botrana* au laboratoire. Il s'agit d'une préparation semi-synthétique de structure gélosée, analogue à celles qui ont déjà permis d'élever de nombreuses espèces de Lépidoptères phytophages. Elle comporte des substances végétales appartenant à l'hôte principal de l'insecte (feuille de vigne, raisin mûr) et de nombreux et divers constituants nutritifs commerciaux, de structure chimique plus ou moins définie (protéolysat de caséine, glucose, cholestérol, huile végétale, sels minéraux, levure de bière et vitamines). Des conditions d'élevage satisfaisantes ont été déterminées, par ailleurs, pour les autres stades de développement de l'insecte et la production continue de trente générations successives a été réalisée au laboratoire entre avril 1966 et avril 1969.

2° L'examen systématique de différents critères biologiques a permis d'évaluer les résultats moyens de l'élevage, pour un total d'environ 35 000 larves mises en expérience. Exprimés en pourcentages d'adultes produits par rapport aux nombres de larves installées, les rendements moyens atteignent 70 p. 100 dans les lots d'élevage de cinq chenilles et 52 p. 100 dans ceux de cinquante insectes. La mortalité intervient principalement chez les larves du premier stade. Le *sex-ratio* est voisin de 1. Les durées du développement larvaire et nymphal s'élèvent en moyenne à 27 jours à 25°C, mais celles des individus mâles sont légèrement plus courtes que celles des femelles. La très grande majorité des adultes éclosent entre les 21^{e} et 33^{e} jours suivant l'installation des chenilles nouveau-nées.

Les papillons résultant de l'alimentation artificielle des larves sont de façon générale normaux d'aspect. Dans l'élevage de couples isolés, les mâles vivent en moyenne 12 jours et les femelles 17 jours ; 27 p. 100 des couples pondent des œufs fertiles, 15 p. 100 ne déposent que des œufs stériles et 58 p. 100 aucun œuf. La longévité des adultes est un peu plus courte lorsqu'ils sont réunis par cinq couples, mais leur reproduction est meilleure : 84 p. 100 des groupes de papillons pondent des œufs fertiles, 11 p. 100 des œufs stériles et 5 p. 100 ne déposent pas d'œufs.

La fécondité moyenne par femelle fertile atteint 154 œufs chez les couples isolés. Il n'est pas possible de l'évaluer pour les séries de cinq couples ; elle est égale à 105 œufs en moyenne par femelle appartenant aux lots fertiles.

Enfin, si l'on considère le devenir des œufs pondus par les femelles fertiles des couples isolés et par les groupes fertiles de cinq couples, on relève 73 p. 100 d'éclosion dans le premier cas, 71 p. 100 dans le second cas. Il semble qu'une partie des œufs non viables ne soit pas fécondée, dans les deux séries ; les autres œufs meurent à des moments variables de leur évolution, le plus souvent au stade d'embryon achevé, prêt à éclore.

La régularité des résultats obtenus pendant trois années d'élevage ininterrompu sur milieu artificiel se montre remarquable. La production permanente de *L. botrana* est donc possible au laboratoire, dans les conditions décrites et à raison d'une génération tous les 37 jours en moyenne. Le coefficient de prolifération s'élève à 16,5 environ.

3° Des comparaisons ont été effectuées, pour différents critères biologiques, entre des Eudémis récoltés dans la nature et des insectes élevés au laboratoire, soit sur milieu artificiel, soit sur pomme ou raisin. Les durées de développement des larves et des nymphes sont analogues dans les différents élevages, mais la reproduction des papillons de la nature et de l'élevage sur raisin est meilleure, dans l'ensemble, que celle des adultes provenant des pommes ; elle-même se montre beaucoup plus satisfaisante que celle observée en alimentation artificielle. La comparaison entre les élevages sur pomme et sur milieu indique en outre que les différences de reproduction relevées diminuent notablement lorsqu'on élève les papillons par groupes de plusieurs couples.

Le « défaut de reproduction » observé quelque peu dans l'élevage sur pomme et surtout en alimentation artificielle semble intervenir essentiellement au niveau de l'accouplement ; mais il se manifeste également lors de la fécondation des ovocytes, puis au cours du développement embryonnaire.

Malgré le défaut de reproduction observé en alimentation artificielle, il est possible d'effectuer le piégeage sexuel de *L. botrana* dans les vignobles en utilisant des papillons femelles produits sur milieu. Par ailleurs, la reproduction des adultes par couples groupés étant beaucoup plus satisfaisante que celle de couples isolés, nous sommes en droit d'espérer que les mâles issus des milieux entreraient efficacement en compétition avec ceux de la nature, dans une application de lutte autocide par lâchers de papillons stériles, qui pourrait être tentée contre cet insecte.

4° Dans l'optique d'une production massive d'Eudémis, la comparaison d'élevages sur milieu artificiel et sur pomme met en évidence les avantages et les inconvénients de l'une et l'autre technique. Pour le cas d'élevages de larves en nombres importants, l'alimentation artificielle procure des rendements trois fois supérieurs et moins variables d'une génération à l'autre. Le coefficient de prolifération est deux fois plus élevé que celui de l'élevage sur pomme, malgré la meilleure reproduction des insectes développés sur ce fruit. Seul l'élevage sur milieu peut être maintenu dans un excellent état sanitaire, grâce à l'étanchéité des récipients utilisés et à la présence de substances antimicrobiennes dans les préparations ; le développement sur fruit est soumis aux risques d'infestations par des Acariens et de proliférations de microorganismes.

L'élevage sur milieu artificiel permet donc d'organiser une production régulière et prévisible de *L. botrana* au laboratoire, ce qui ne peut être affirmé pour l'élevage sur fruit. Cependant, le coût relativement élevé des préparations utilisées est un inconvénient majeur pour l'élevage de masse sur milieu. Le papillon d'Eudémis revient en effet à 2,85 centimes pour les seules dépenses en constituants alimentaires. Cependant, il semble que l'on puisse apporter des améliorations substantielles dans ce domaine, de premiers essais d'élevage sur des milieux plus simples s'étant montrés prometteurs.

5° Il semble intéressant de poursuivre les travaux entrepris sur l'alimentation artificielle de l'Eudémis, à la fois en recherche fondamentale et dans le domaine appliqué. La détermination de formules semi-synthétiques plus favorables à la reproduction de la Tordeuse pourrait contribuer à expliquer certaines relations entre la nutrition et la ponte ; elle permettrait d'assurer une production d'insectes moins différents de ceux de la nature et d'améliorer le rendement total de l'élevage. Ce sont là des facteurs indispensables à la généralisation du piégeage sexuel par les stations d'Avertissements agricoles, ainsi qu'à l'application d'une lutte autocide ; celle-ci ne deviendrait rentable, par ailleurs, qu'après la mise au point de milieux moins coûteux et l'automatisation de certaines phases de l'élevage.

Reçu pour publication en septembre 1969.

SUMMARY

PERFECTING OF AN ARTIFICIAL REARING MEDIUM FOR LARVÆ OF THE GRAPE TORTRICID, *LOBESIA BOTRANA* DEN. ET SCHIFF. (*LEPIDOPTERA TORTRICIDAE*) IN THE LABORATORY

An artificial medium has been perfected for rearing *L. botrana* larvae in the laboratory, namely a semi-synthetic preparation of gelose structure including plant substances belonging to the insect principal host (wine leaves, ripe grapes) and different commercial nutritive components (casein proteolysat, glucose, cholesterol, vegetable oil, mineral salts, brewers'yeast and vitamins). The medium preparation is described as well as the rearing technique adopted for the different instars of *L. botrana*.

Thirty sucessive generations have been produced on the artificial medium. Different biological tests have been carried out on the twenty first insect generations. It has shown in particular that in large groups of larvae rearing, the average of efficiency reaches 52 p. 100 (adult percentage produced compared with the number of established larvae). Sex ratio is near 1. The mean duration of larval and nymphal development reaches 27 days et 25° C and the great majority of butterflies (95 p. 100) hatches between the 21 th and 33 th day after neonate larvae installation on the medium. When adults are grouped by 5 pairs, 84 p. 100 of the lots lay fertile eggs and mean fecundity by female reaches 105 eggs of which 71 p. 100 give birth to larvae. For the differend tests studied, developed insects on artificial diet habe been compare to grape tortricid reared on grape or apple and to those harvested in nature.

In medium rearing, the adult mating rate and the hatching eggs percentage are less high. Differend experiences trying to improve this lower reproduction rate have been undertaken, several factors have been examined, such as variability of rearing conditions, insect natural strain and artificial medium composition, but no improvement could be obtained.

In spite of the observed reproduction failure on artificial diet, the described techniques allow a continuous and regular production of *L. botrana*, with a mean rythm of one generation in 37 days and a 16,5 proliferation rate. The rearing method employed is nevertheless too expensive to allow a mass production because the cost of a grape Tortricid butterfly reaches 2,85 cts for the outlay of medium components alone.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARBONNIER P., 1966. L'analyse de l'information. Aperçu technique et application à la loi multinomiale. *Ann. Sci. forest.*, **23**, 949- 1017.

CHABOUSSOU F., CARLES J.P., 1962. Observations sur le piégeage sexuel des mâles d'Eudémis (*Lobesia botrana* SCHIFF.). *Rev. Zool. agric. appl.*, 7-9, 81-97.

GÖTZ B., 1939. Untersuchungen über geschlechtsverhältnis bei den Traubenwickler *Clysia ambiguella* and *Polychrosis botrana*. *Anz. Schädlingskde*, 37-43.

GÖTZ B., 1951. Die Sexualduftstoffe and Lepidopteren. *Experientia*, 406-418, Bâle.

GUENNELON G., 1968. L'alimentation artificielle des larves de Lépidoptères phytophages. *Ann. Épiphtyies*, **19**, 539-570.

MAISON P., PARGADE P., 1967. Le piégeage sexuel de l'Eudémis au service de l'Avertissement Agricole. *Phytoma*, **190**, 9-13.

MOREAU J.-P., 1965. Comportement des vers de la grappe vis-à-vis de divers cépages et essais d'alimentation artificielle. *Rev. Zool. agric. appl.*, 1-3, 13-16.

ROEHRICH R., 1967. Élevage des chenilles de l'Eudémis (*Lobesia botrana* SCHIFF.) sur des aliments naturels de remplacement. *Rev. Zool. agric. appl.*, 7-8, 111-115.

SENDER C., 1969. Élevage permanent du Carpocapse des pommes, *Carpocapsa* (= *Laspeyresia*) *pomonella* L. sur milieu artificiel simplifié. *Ann. Zool., Écol. anim.*, **1**, (3), 321-326.

TOUZEAU J., VONDERHEYDEN F., 1968. L'élevage semi-industriel des Tordeuses de la grappe destinées au piégeage sexuel. *Phytoma*, **197**, 25-30.

Ann. Zool. Écol. anim., 1970, **2** (1), 79-91.

ÉLEVAGE DE PLUSIEURS ESPÈCES DE LÉPIDOPTÈRES *NOCTUIDAE* SUR MILIEU ARTIFICIEL RICHE ET SUR MILIEU ARTIFICIEL SIMPLIFIÉ

S. POITOUT et R. BUES

Station de Zoologie,
Centre de Recherches d'Avignon, 84 - Montfavet
Institut national de la Recherche agronomique

RÉSUMÉ

Deux milieux artificiels ont été mis au point. L'un, nutritivement riche, a permis d'élever 17 espèces de Noctuelles dont 10 espèces pour la première fois sur aliment artificiel. L'autre, de composition plus simple et de coût cinq fois moins élevé, convient aux 8 espèces de Noctuelles pour lesquelles il a été essayé. Les deux formules apparaissent aussi favorables l'une que l'autre au développement des insectes.

INTRODUCTION

Les milieux artificiels pour Lépidoptères phytophages font l'objet des préoccupations de nombreux chercheurs depuis une trentaine d'années, mais les recherches de cet ordre, relatives aux *Noctuidae*, se sont particulièrement développées à partir de 1960. A l'heure actuelle 29 espèces de Noctuelles élevées sur milieu artificiel semi-synthétique ont été dénombrées (GUENNELON, 1968) ; l'élevage de 10 d'entre elles a été réalisé pour la première fois sur aliment artificiel par notre laboratoire. Certains milieux artificiels ne conviennent que pour une seule espèce, mais, fréquemment, grâce à l'extrême polyphagie des chenilles de Noctuelles, une même formule peut assurer le développement de plusieurs espèces.

Les premiers milieux mis au point étaient en général composés d'une substance liante (agar), d'un constituant à rôle stabilisateur (cellulose), d'antiferments, auxquels étaient ajoutés une partie complexe d'origine végétale et de nombreux produits de composition chimique plus ou moins définie (glucides, lipides, protéines, levure de bière, sels minéraux, vitamines). Cependant les aliments artificiels qui étaient ainsi

préparés avaient l'inconvénient d'être coûteux et de fabrication parfois longue et difficile. Tels étaient les milieux utilisés par GEORGE *et al.* (1960), SHUMAKOV, EDELMAN et BORISOVA (1960) pour les élevages respectifs de *Heliothis zea* BODDIE et *Chloridea obsoleta* FABRICIUS. Le dernier de ces deux milieux ne contenait que peu de produits complexes d'origine végétale mais tous les deux étaient du type de celui que ADKISSON *et al.* (1960) utilisaient pour élever une *Gelechiidae* (*Pectinophora gossypiella* SAUND.). De légères modifications furent apportées au milieu de ADKISSON par remplacement, suppression ou changement dans les proportions des éléments constitutifs. Ainsi des formules furent mises au point par différents auteurs : BRAZZELS, CHAMBERS, et HAMMAN (1961), VANDERZANT, RICHARDSON et FORT (1962), VANDERZANT, POOL et RIDCHARDSON (1962), BERGER (1963 [1]), CHAUTHANI et ADKISSON (1965), pour élever *H. zea* ; GETZIN (1962), IGNOFFO (1963), CHIPPENDALE, BECK et STRONG (1965), CHIPPENDALE et BECK (1965), pour élever *Trichoplusia ni* HÜBNER.

A la suite de ces premiers essais positifs SHOREY (1963), MOORE et NAVON (1964), l'un pour élever *T. ni*, les autres pour élever *Prodenia litura* FABRICIUS, *Scotia ipsilon* HUFNAGEL, et *Pseudaletia unipuncta* HAWORTH, réalisent une diminution importante du prix de revient du milieu artificiel. Ils sont suivis dans cette voie par SHOREY et HALE (1965) pour l'alimentation de 9 espèces de Noctuelles. Ces auteurs augmentent la proportion de substances végétales grossières (souvent fragments de végétaux séchés) et suppriment en partie les produits les plus coûteux : cellulose, caséine, sels minéraux, vitamines. Le nombre de constituants est diminué de 15 à 8, par exemple, si l'on compare le milieu d'ADKISSON au milieu simplifié de SHOREY et HALE. La partie végétale alors choisie a subi peu de transformation et est courante sur le marché en toute saison. Ainsi les milieux de SHOREY (1963) et de SHOREY et HALE (1965) sont à base de graines de haricot tandis que celui de MOORE et NAVON (1964) est à base de graines de soja et de farine de luzerne.

Au début de nos propres recherches nous avons utilisé une formule riche qui nous a permis d'obtenir rapidement l'élevage de plusieurs espèces de Noctuelles nuisibles aux cultures maraîchères en Provence ; puis, de façon analogue aux auteurs américains, nous avons cherché à simplifier la composition du milieu artificiel dans le but d'en abaisser le prix de revient et de mettre au point une production massive de laboratoire.

La présente note est sourtout consacrée à la comparaison des élevages que nous avons effectués sur les deux milieux adoptés pour 8 espèces de Noctuelles.

I. — MÉTHODES ET MATÉRIEL D'ÉLEVAGE

1. *Composition des milieux artificiels* (tabl. 1)

Le milieu riche que nous utilisons (formule I) est très proche de celui qui a été mis au point par GUENNELON *et al.* (1969) pour l'Eudémis de la vigne *Lobesia botrana* DEN. et SHIFF. A la poudre de feuille de vigne et au broyat de raisin sont ici substitués des fragments grossiers de feuille de chou.

Le milieu simplifié (formule II) mis au point pour les Noctuelles est environ cinq fois moins coûteux que le précédent. De la semoule de maïs et du germe de blé remplacent les constituants suivants : cellulose, protéolysat de caséine, glucose, sels de Wesson et vitamines.

[1] Le milieu concerné par la publication de BERGER (1963) convenait également pour élever *H. virescence* FABRICIUS.

TABLEAU I

Composition des milieux artificiels I et II

Constituants	Poids en g pour une dose	Proportions des constituants (p. 100)
Formule I		
Eau	170,00	77,61
Agar	5,00	2,28
Cellulose	6,00	2,74
Fragments de feuilles de chou desséchées	10,00	4,56
Protéolysat de caséine	7,00	3,20
Glucose	7,00	3,20
Cholestérol	0,60	0,27
Sels de Wesson	2,00	0,91
Acide ascorbique	1,00	0,46
Levure de bière	6,00	2,74
Mélange vitaminé (1)	4,00	1,83
Acide benzoïque	0,25	0,11
Nipagine	0,20	0,09
Formule II		
Eau	170,00	77,64
Agar	5,00	2,28
Semoule de maïs	28,00	12,79
Germe de blé	7,00	3,20
Levure de bière	7,50	3,43
Acide ascorbique	1,00	0,46
Acide benzoïque	0,25	0,11
Nipagine	0,20	0,09

(1) « Vitamin diet fortification mixture in dextrose » fabriqué par Nutritional Biochemicals Corporation.

2. Fabrication et présentation des milieux

Quel que soit le milieu fabriqué (I ou II) la fabrication est simple et relativement rapide.

Le mélange eau, agar, acide benzoïque, constamment remué à l'aide d'un agitateur électrique est porté à ébullition puis refroidi aux environs de 56°C. Cette température, relativement élevée permet au gel obtenu d'être fluide ; elle est suffisamment basse pour que les substances qui y seront incorporées ne soient pas altérées. Ce mélange est introduit dans le bol d'un mixeur qui a préalablement reçu, après pesée, les différents constituants en poudre. Après deux ou trois minutes de fonctionnement du mixeur, à la vitesse de 20 000 tours/minute, le milieu encore chaud est coulé dans des boîtes parallélépipédiques en matière plastique (de dimensions 170 × 105 × 45 mm) sur une épaisseur de 8 mm environ. Une boîte de ce type peut recevoir approximativement 220 g de milieu ; cette dose correspond à la quantité minimale que nous pouvons fabriquer sans trop de pertes avec un mixeur de type ménager courant ; pour des quantités plus importantes, jusqu'à 4 500 g environ, nous utilisons un mixeur Waring plus puissant et de plus grande capacité.

Les boîtes sont fermées après refroidissement et prise en masse du milieu. Elles sont placées dans un réfrigérateur à 7°C. Le milieu artificiel peut ainsi se conserver pendant une quinzaine de jours avant l'emploi. Du milieu fabriqué depuis trop longtemps s'oxyde et se dégrade rapidement lorsqu'il est placé aux températures plus élevées auxquelles les insectes sont exposés.

Il paraît utile de signaler ici que la semoule de maïs se conserve mal en été à la température ambiante ; sa fermentation peut alors provoquer des accidents d'élevage. Il semble préférable de la stocker au laboratoire, avant l'été, dans un congélateur où sa conservation est excellente. Nous avons même pu, par passage au congélateur, rendre utilisable une semoule contenant des germes qui s'étaient déjà montrés nuisibles dans les élevages (levures vraisemblablement).

Le milieu est présenté aux chenilles sous forme de petits blocs parallélépipédiques entassés en désordre. Les larves pénètrent dans les espaces interfragmentaires ; il semble que cette méthode leur soit favorable ; elles se développent mieux que sur la surface unie du milieu coulé directement dans les récipients d'élevage. Cette technique permet par ailleurs des apports successifs de nourriture au cours du développement, ce qui assure une qualité à peu près constante de l'alimentation et évite le gaspillage de milieu (fig. 1).

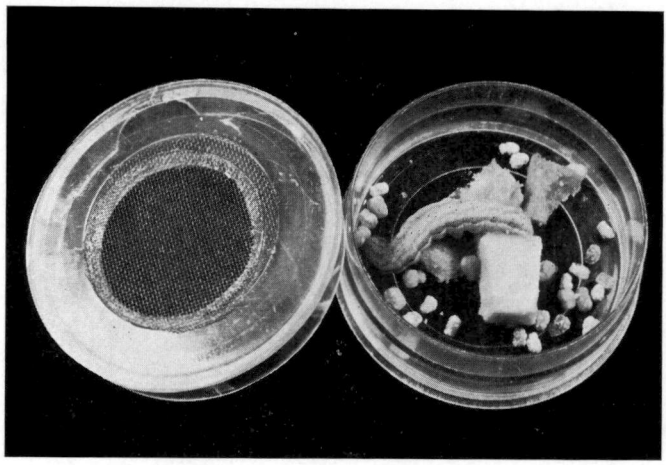


FIG. 1. — *Chenille au dernier stade nourrie de blocs parallélépipédiques de milieu* (M. oleracea)

3. *Élevage des différents stades*

Les souches d'insectes mises en élevage sont issues des populations naturelles. Il s'agit de la descendance des papillons capturés au piège lumineux ou des adultes provenant de chenilles récoltées dans la nature.

L'élevage de tous les stades des insectes s'effectue dans des récipients en matière plastique.

a) *Adultes.*

Les adultes sont placés par couples isolés dans des boîtes cylindriques de 80 × 50 mm dont le couvercle est grillagé et le fond tapissé d'un papier-filtre. Un abreuvoir (20 × 20 × 10 mm) contenant une solution aqueuse de miel à 30 p. 100 est placé dans chaque boîte (fig. 2) ; les papillons

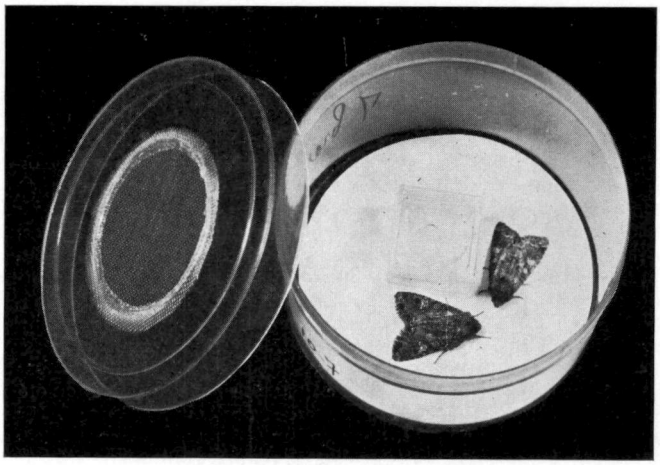


FIG. 2. — *Couple de papillons dans sa cage* (M. brassicae)

aspirent le liquide au travers d'un petit orifice pratiqué dans le couvercle. La ponte s'effectue sur les parois de la cage. Celles-ci sont tapissées de papier-filtre uniquement s'il est envisagé de relever les pontes journellement ou de manipuler les œufs pour différentes raisons expérimentales (désinfection, comptage).

Il est apparu indispensable d'élever les adultes par couples séparés. En effet, il est difficile d'obtenir des œufs fertiles en grand nombre à partir de papillons groupés car ceux-ci vivent peu de temps ; par ailleurs, la méthode adoptée permet de connaître le nombre de femelles pondant des œufs viables, critère de fertilité retenu dans nos expériences. La fécondité élevée des femelles permet, avec un nombre de couples réduit, d'obtenir un grand nombre d'œufs ; la servitude matérielle de l'élevage par couples apparaît alors comme relativement faible.

L'incubation des œufs s'effectue dans les boîtes de ponte. A leur éclosion la plupart des chenilles nouveau-nées de Noctuelles sont attirées par la lumière ; elles se regroupent de ce fait à la partie supérieure de la cage, sous le couvercle, ce qui facilite leur récupération.

b) *Chenilles jeunes.*

L'élevage des jeunes larves a lieu dans des boîtes parallélépipédiques (102 × 70 × 25 mm), dont le couvercle est percé d'orifices munis d'un fin grillage en laiton (60 mm de diamètre). La mise en élevage des chenilles nouveau-nées est rapide et facile ; il suffit de prélever les couvercles des boîtes de ponte et de les secouer au-dessus des fragments de milieu ou de faire tomber les chenilles avec un pinceau. Afin de faciliter l'élevage, nous plaçons un papier cristal de la grandeur du récipient d'élevage entre le couvercle et le milieu artificiel ; sa face inférieure sert de support aux chenilles au moment où elles effectuent leurs mues et plus généralement lorsqu'elles ne s'alimentent pas. Les boîtes d'élevage utilisées permettent d'élever les chenilles de n'importe quelle espèce de *Noctuidae* jusqu'au 4e stade (fig. 3).

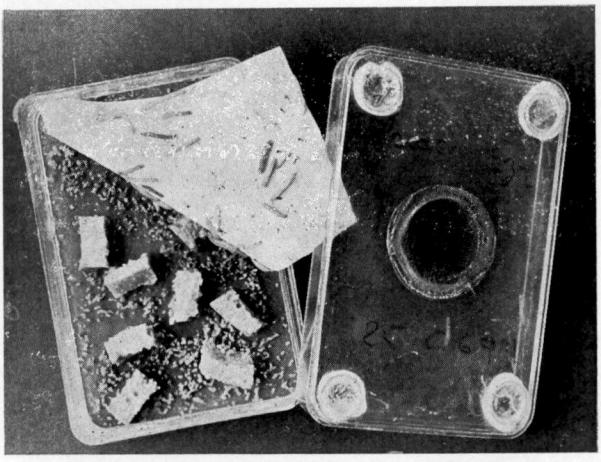


FIG. 3. — *Élevage en groupe des chenilles au cours des 4 premiers stades* (M. oleracea)

La quantité d'aliment offerte est généralement suffisante pour permettre aux chenilles d'arriver à ce 4e stade. De la nourriture fraîche est ajoutée lorsque l'alimentation semble trop déshydratée. Pour des larves qui sont relativement petites au dernier stade, comme celles de *Spodoptera exigua* HÜBNER par exemple, tout le développement larvaire peut s'effectuer dans le même récipient. Pour les autres espèces, la tendance au cannibalisme et l'accroissement important du volume des chenilles imposent de les séparer pour l'élevage des deux derniers stades.

c) *Chenilles âgées.*

L'élevage individuel des chenilles au cours des deux derniers stades a lieu dans des boîtes parallélépipédiques (150 × 100 × 20 mm) divisées par des séparations amovibles en 20 cases (30 × 25 × 20 mm). Chaque compartiment reçoit une chenille. La partie correspondante du couvercle est percée d'un trou de 10 mm de diamètre. Un grillage fin en laiton est soudé à l'intérieur du couvercle (fig. 4).

d) *La nymphose.*

Dans la nature, au terme de leur développement, les chenilles des différentes espèces appar-

tenant au groupe des *Quadrifinae* (*Autographa gamma* LINNÉ, *Chrysodeïxis chalcites* ESPER, *Macdunnoughia confusa* STEPHENS, *Trichoplusia ni* HB.) se transforment en chrysalides sur les parties aériennes des plantes ; en élevage leur nymphose a lieu sur les parois des récipients d'élevage.

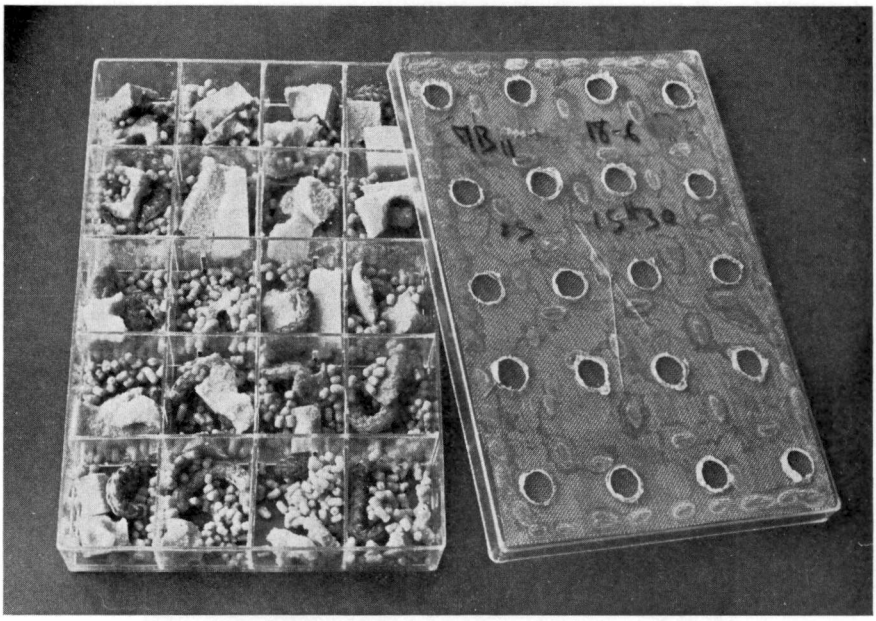


FIG. 4. — *Élevage individuel des chenilles au cours des 2 derniers stades* (M. brassicae)

Les espèces appartenant au groupe des *Trifinae*, de beaucoup les plus nombreuses, ont des chenilles qui tendent à s'enfouir dans le sol pour se chrysalider. En élevage, leur nymphose est obtenue dans du sable fin stérilisé à plus de 100° pendant une heure puis légèrement humidifié avec une solution de nipagine à 2 p. 1 000. Lorsque les larves ne sont pas cannibales au dernier stade, la nymphose en groupe est possible. Chaque boîte compartimentée est ouverte et placée dans un récipient parallélépipédique (250 × 140 × 70 mm) rempli au tiers de sable fin. Un papier filtre est placé au-dessus des boîtes compartimentées ouvertes ; il sert de support aux chenilles

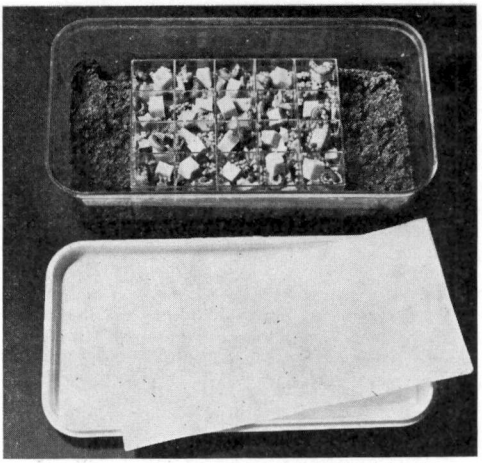


FIG. 5. — *Nymphose en groupe des chenilles*

en leur permettant de stationner à l'abri de la lumière jusqu'au moment de la nymphose. Cette technique est utilisée pour les élevages de *Amathes c. nigrum* LINNÉ et *Mamestra oleracea* LINNÉ, par exemple (fig. 5). Si la séparation au dernier stade est indispensable chacune des chenilles sur le point de parvenir au terme de son développement est introduite dans un tube (33 × 70^{mm}) à moitié rempli de sable stérilisé et humidifié comme précédemment (fig. 6). Une cupule contenant un fragment de milieu est placée sur le sable ; elle est enlevée lorsque la nymphose a eu lieu. Afin de limiter les manipulations une plaque de matière plastique rigide est utilisée pour fermer un grand nombre de tubes en même temps. Cette technique de nymphose individuelle est obligatoire pour *Helicoverpa armigera* HÜBNER, espèce dont les chenilles sont particulièrement cannibales.

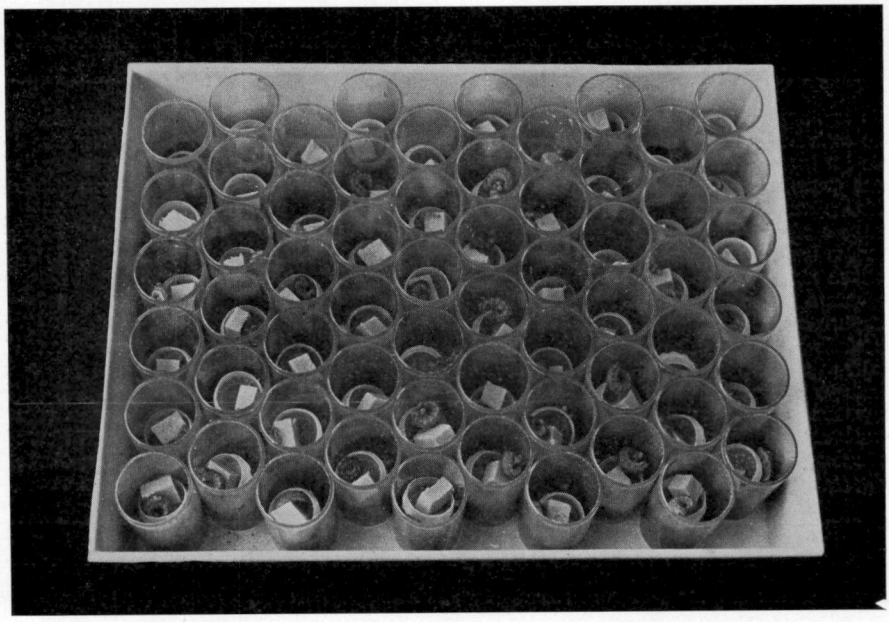


FIG. 6. — *Nymphose individuelle des chenilles*

Il est utile d'insister sur le fait que l'aération des boîtes d'élevage est nécessaire pour limiter les risques de condensation sur leurs parois intérieures. Les récipients sont alors groupés dans une enceinte close, en matière plastique transparente, qui est placée dans une pièce à température constante avec éclairage à rythme circardien (25°C, 18/6 ou 16/8 ; 20°C, 16/8).

II. — MÉTHODE EXPÉRIMENTALE

Parmi les 17 espèces de *Noctuidae* élevées sur milieu riche 8 espèces seulement ont fait l'objet d'essais d'élevage sur milieu simplifié. Au cours de nos travaux relatifs à la consanguinité chez les Noctuelles (POITOUT, 1969), toutes les espèces ont été alimentées avec le milieu riche. Dans le tableau 2 nous indiquons, pour chacune des espèces, le nombre de générations réalisé à ce jour sur l'une ou l'autre des formules.

Les différentes espèces élevées pendant une seule génération, sont celles pour lesquelles les élevages ont été intentionnellement interrompus, le but étant seulement d'examiner la possibilité de développement sur l'un et l'autre milieu ; ces élevages auraient en principe pu être poursuivis. Seule *Phlogophora meticulosa* L. ne pouvait être élevée au-delà d'une génération, les adultes s'accouplant très difficilement dans les conditions du laboratoire.

Afin de comparer les résultats obtenus sur les deux milieux, plusieurs critères ont été examinés au cours des élevages : durées de développement, proportions des différents types de deve-

loppement larvaire, longévité et fertilité des adultes, rendement des élevages. Il n'a pas été possible d'effectuer l'étude de tous ces critères dans chacun des essais réalisés ; par ailleurs lorsque plusieurs générations successives ont été élevées, nous avons comparé les valeurs moyennes des critères examinés pour l'ensemble des insectes élevés.

TABLEAU 2

Espèces de Noctuelles élevées sur les formules I et II et nombre de générations produites

Espèces élevées	Milieu riche (I)	Milieu simplifié (II)
Scotia segetum SHIFFERMILLER*.	3	non élevée
Scotia exclamationis LINNÉ*	1	non élevée
Scotia ipsilon HÜFNAGEL	4	non élevée
Noctua pronuba LINNÉ*	1	non élevée
Peridroma saucia HÜBNER	9	4
Amathes c nigrum LINNÉ*	13	1
Mamestra brassicae LINNÉ	2	1
Mamestra oleracea LINNÉ*	2	5
Phlogophora meticulosa LINNÉ*	1	1
Spodoptera exigua HÜBNER	30	10
Pseudoletia unipuncta HAWORTH	1	non élevée
Chloridea peltigera SHIFFERMILLER*	1	2
Helicoverpa armigera HÜBNER	17	3
Autographa gamma LINNÉ*	3	non élevée
Chrysodeïxis chalcites ESPER*	1	non élevée
Macdunnoughia confusa STEPHENS*	1	non élevée
Trichoplusia ni HÜBNER	4	non élevée

* Espèces qui, à notre connaissance, n'ont pas encore fait l'objet d'élevages sur milieu artificiel.

III. — COMPARAISON DES RÉSULTATS OBTENUS SUR MILIEU RICHE ET SUR MILIEU SIMPLIFIÉ

1. *Durées moyennes de développement*

Chez les espèces *M. oleracea, M. brassicae, P. meticulosa* nous avons considéré seulement la durée moyenne du développement larvaire (tabl. 3). Dans les essais d'élevage de *H. armigera, P. saucia, S. exigua, A. c. nigrum,* nous avons évalué la période s'écoulant entre l'éclosion de la larve et l'apparition de l'adulte c'est-à-dire la durée moyenne de l'évolution larvaire et nymphale (tabl. 4). Dans tous les cas, les durées de développement sur milieux sont comparées avec celles relevées dans un élevage témoin sur végétal (fragments de feuilles).

L'examen des tableaux 3 et 4 permet de constater l'existence de différences relativement faibles, pour une espèce donnée, entre les durées de développement des insectes élevés sur les trois alimentations choisies. Il semble donc que le milieu simplifié satisfasse, de façon générale, les besoins nutritifs des insectes élevés, aussi bien que le milieu riche et que l'alimentation naturelle. Pour quatre des espèces

élevées il paraît même être de meilleure qualité que le milieu riche (*C. peltigera*; *A. c. nigrum*, *M. brassicae*, *P. meticulosa*). Chez *S. exigua*, par contre, la durée moyenne de développement larvaire et nymphal, pour des insectes élevés sur milieu simplifié semble légèrement supérieure à celle des insectes élevés sur milieu riche.

TABLEAU 3

Comparaison des durées moyennes du développement larvaire chez différentes espèces de Noctuelles alimentées sur végétal et sur milieux artificiels (I et II)

Espèces élevées	Conditions d'élevage		Milieu I	Milieu II		Aliment nature
	Température (°C)	Photopériode (h)	Durées moy. du développement larvaire (en jours)	Durées moy. du développement larvaire (en jours)	Plantes utilisées	Durées moy. du développement larvaire (en jours)
			♂ et ♀	♂ et ♀		♂ et ♀
M. oleracea	25	18	17,4	17,8	Salade	16,8
M. brassicae	25	18	18,4	15,6	Chou	24,0
P. meticulosa	20	16	32,7	30,6	Mauve (1)	32,4

(1) *Malva* sp.

TABLEAU 4

Comparaison des durées moyennes du développement larvaire et nymphal chez différentes espèces de Noctuelles alimentées sur végétal et sur milieux artificiels (I et II)

Espèces élevées	Conditions d'élevage		Milieu I		Milieu II		Aliment naturel		
	Température (°C)	Photopériode (h)	Durées moy. du développement larvaire et nymphal (en jours)		Durées moy. du développement larvaire et nymphal (en jours)		Plantes utilisées	Durées moy. du développement larvaire et nymphal (en jours)	
			♂	♀	♂	♀		♂	♀
H. armigera ....–	25	16	28,4	27,2	28,2	26,7	Tomate	33,3	32,0
L. saucia .....–	25	16	38,0	37,8	37,2	38,0	Salade	33,9	33,6
S. exigua .....–	25	18	21,4	20,6	22,5	21,5	Pissenlit (1)	21,6	22,6
C. peltigera	25	16	32,8	33,0	29,1	28,5			
A. c. nigrum	20	16	50,8	49,9	45,8	46,2	Pissenlit	46,3	45,4

(1) *Taraxacum dens leonis*.

2. *Proportions des différents types de développement larvaire*

Chez l'espèce *H. armigera* nous distinguons plusieurs types de développement (5, 6, 9) selon que les chenilles passent par 5, 6,.... 9 stades successifs. Nous avons montré par ailleurs que les proportions de ces différents types de développement sont très variables et nous avons fait récemment une étude des principaux facteurs de variation (POITOUT et CAYROL, 1969). Cette façon de caractériser le développement d'une population larvaire donnée est aussi une très bonne expression de la vigueur ; plus le nombre de chenilles du type 5 est élevé plus la population est jugée comme étant vigoureuse. Ce phénomène a été observé chez diverses espèces de *Noctuidae*. C'est un caractère qui peut permettre éventuellement d'évaluer l'action de différents facteurs (tels l'alimentation) sur les insectes élevés. Nous l'utilisons ici comme critère de comparaison des élevages de *H. armigera* et *P. meticulosa* avec milieu riche et simplifié. Nous avons par exemple obtenu pour *H. armigera*, pour deux élevages de chenilles d'une même descendance, 65 p. 100 de type 5 sur milieu riche et 76 p. 100 sur milieu simplifié. Les élevages de *P. meticulosa* montrent également de façon régulière une différence en faveur du milieu simplifié.

Pour les deux espèces il semble donc que la qualité du milieu simplifié soit supérieure à celle du milieu riche.

3. *Fertilité des adultes*

La fertilité est ici représentée par le pourcentage de couples pondant des œufs viables (œufs donnant naissance à des chenilles).

Les résultats comparatifs des deux milieux, basés sur ce critère, sont indiqués dans le tableau 5. La fertilité des insectes élevés sur milieu simplifié est légèrement plus élevée pour *H. armigera* et *P. saucia ;* elle est un peu plus faible pour *S. exigua* et *A. c. nigrum*.

TABLEAU 5

Comparaison de la fertilité des adultes chez plusieurs espèces de Noctuelles élevées sur milieu I et sur milieu II

Espèces élevées	Pourcentage de couples pondant des œufs viables	
	Milieu I	Milieu II
H. armigera	28,9	34,5
P. saucia	27,2	31,2
S. exigua	70,5	63,4
A. c. nigrum	40,8	36,3

La supériorité de l'une ou de l'autre des deux formules n'est pas nette. L'analyse des résultats obtenus pour chacune des générations ne montre, pour les espèces précitées, aucune diminution de la fertilité au fur et à mesure que les générations se succèdent, que les insectes soient élevés sur l'un ou l'autre des milieux.

4. *Rendements des élevages et longévité des adultes*

Seule l'espèce *S. exigua* a fait l'objet d'une comparaison basée sur ces deux critères.

Le rendement de l'élevage est exprimé par le pourcentage d'adultes obtenus par rapport au nombre de larves installées. Il atteint 66 p. 100 sur milieu riche et 79,7 p. 100 sur formule simplifiée.

Les longévités moyennes des femelles et des mâles s'élèvent respectivement, à 10,1 jours et 11,0 jours sur milieu riche, à 9,8 jours et 9,8 jours sur milieu simplifié.

Chez *S. exigua* le rendement des élevages est plus important sur milieu simplifié que sur milieu riche. Par contre, la longévité moyenne des adultes obtenue est légèrement plus faible.

Remarque : Valeur nutritive de la semoule de maïs.

La semoule de maïs constituant une part importante du milieu simplifié il a paru utile de confirmer sa valeur nutritive.

L'espèce retenue pour cette étude est *H. armigera ;* le critère utilisé est la proportion des différents types de développement larvaire.

Trois lots d'insectes sont homogénéisés par rapport à leur ascendance afin d'éliminer l'influence du facteur de variation interlignées (POITOUT et CAYROL 1969). Ils sont élevés sur trois milieux artificiels de composition différente.

Milieu I : milieu riche.

Milieu II : milieu simplifié.

Milieu III : milieu simplifié dans lequel on substitue poids pour poids des fragments de feuilles de chou desséchées à la semoule de maïs.

Le tableau 6 indique les pourcentages de chenilles de type 5, à développement le plus rapide, et les durées moyennes du développement larvaire et nymphal pour les insectes nourris sur les différentes alimentations artificielles.

TABLEAU 6

Comparaison du développement des chenilles de H. armigera *élevées sur trois milieux artificiels différents* (I, II, III)

	Pourcentage d'individus de type 5	Durée moyenne du développement larvaire et nymphal (en jours)	
		♀	♂
Milieu I.....	65,5	33,0	34,1
Milieu II.....	76,5	31,2	33,0
Milieu III	4,5	40,9	41,1

Les résultats montrent, de façon significative, que la semoule de maïs présente une valeur nutritive très satisfaisante ; sa substitution par les fragments de feuilles desséchées de chou, dans le milieu simplifié, abaisse considérablement le nombre des individus de type 5 et accroît dans les mêmes proportions la durée du développement.

IV. — CONCLUSION

Depuis une décennie, d'importants progrès ont été réalisés en matière d'élevage de Lépidoptères phytophages. La mise au point de milieux alimentaires artificiels y a contribué pour une grande part. Ces progrès concernent en particulier les *Noctuidae* qui sont bien représentés parmi les Lépidoptères nuisibles et dont les élevages sur végétaux sont généralement difficiles à conduire avec succès.

Les recherches généralement entreprises consistent à confectionner d'abord des milieux complexes et nutritivement riches pour aboutir ensuite, par étapes successives, à des milieux simplifiés. Cette méthode nous a permis de mettre au point pour différentes espèces de *Noctuidae* un milieu de type riche (I) et une formule de type simplifié (II). Les résultats obtenus sur les deux aliments artificiels sont comparés.

1. Les deux milieux sont polyvalents. Dix-sept espèces de Noctuelles ont été élevées sur la formule riche. Le milieu simplifié convient pour les 8 espèces dont l'élevage a été tenté.

2. La comparaison du développement (durée, proportion des différents types larvaires), des rendements d'élevage, de la longévité et de la fertilité des adultes pour les diverses espèces d'insectes alimentées sur les deux milieux, indique qu'ils sont de qualité très voisine. De façon générale, le développement semble s'effectuer de manière plus satisfaisante sur le milieu simplifié. Les fertilités des insectes élevés avec l'une ou l'autre des formules sont comparables. Pour *S. exigua*, la longévité des adultes issus de chenilles élevées sur milieu simplifié est légèrement plus faible, mais le rendement de l'élevage est plus élevé.

3. Chez les espèces élevées pendant un nombre suffisant de générations, aucune diminution de vigueur n'est apparue au cours des générations successives, ceci que les insectes soient alimentés sur milieu riche ou sur milieu simplifié. Trente générations de *S. exigua* ont été produites sur milieu riche et 10 générations sur milieu simplifié.

L'étude de la qualité alimentaire des produits végétaux grossiers utilisés dans chacun des milieux montre la supériorité nutritive très nette de la semoule de maïs sur les fragments de feuilles de chou desséchées. Il est possible d'ailleurs que cette supériorité soit due à la structure granuleuse donnée au milieu par la semoule, qui peut favoriser la prise de nourriture. Cet aspect important du problème de l'alimentation sera examiné ultérieurement.

De qualité alimentaire égale ou supérieure à celle du milieu riche, de coût 5 fois moins élevé, le milieu simplifié est celui que nous utilisons actuellement pour la plupart de nos élevages.

Reçu pour publication en septembre 1969.

SUMMARY

REARING OF SEVERAL *LEPIDOPTERA NOCTUIDAE* SPECIES
ON RICH ARTIFICIAL MEDIUM AND ON SIMPLIFIED ARTIFICIAL MEDIUM

The Noctuid rearing general method on artificial media is described. Two artificial media are perfected.

The rich medium (by nature and number of components) allow the rearing of 17 Noctuid species.

The simplified medium proceeds from the rich medium but is five time expansiveless. Several components of the rich medium (cellulose-glucose-casein hydrolysat-vitamin solution-Wesson salts) are replaced by maize semolina and wheat germ. It is suitable to 8 species rearing for which it has been tried.

Development, rearing efficiency, adults longevity, fertility comparison of insects reared on the 2 diets exhibits that the 2 formula are closely related for their nutritive quality.

Dietary superiority of the maize semolina with regard to the cabbage withered leaves fragments is also demonstrated.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADKISSON P. L., VANDERZANT E. S., BULL D. L., ALLISON W. E., 1960. A wheat germ medium for rearing the Pink Bollworm. *J. econ. Entomol.*, **53**, 759-762.

BERGER R. S., 1963. Laboratory techniques for rearing *Heliothis* species on artificial medium. *U. S. Dept. agric. Res. Ser.*, ARS 33-84, 4 p.

BRAZZEL J. R., CHAMBERS H., HAMMAN P. J., 1961. A laboratory rearing method and dosage-mortality data on the bollworm (*Heliothis zea* B.). *J. econ. Entomol.*, **54**, 949-952.

CHAUTHANI A. R., ADKISSON P. L., 1965. Comparison of two artificial diets for rearing *Heliothis zea* B. larvae for insecticide tests. *J. econ. Entomol.*, **58**, 1163-1164.

CHIPPENDALE G. M., BECK S. D., STRONG F. M., 1965. Nutrition of the cabbage looper, *Trichoplusia ni* HB. I. Some requirements for larval growth and wing development. *J. Insect Physiol.*, **11**, 211-223.

CHIPPENDALE G. M., BECK S. D., 1965. A method for rearing the cabbage looper, *Trichoplusia ni* HB., on a meridic diet. *J. econ. Entomol.*, **58**, 377-378.

GEORGE B. W., RAUN E. S., PETERS D. C., MENDOZA C., 1960. Artificial medium for rearing some lepidopterous corn insects. *J. econ. Entomol.*, **53**, 318-319.

GETZIN L. W., 1962. Mass rearing of virus-free cabbage loopers on an artificial diet. *J. Insect Pathol.*, **4**, 486-487.

GUENNELON G., SENDER C., D'ARCIER F., AUDEMARD H., 1970. Mise au point d'un milieu artificiel pour l'élevage des larves de l'Eudémis de la vigne, *Lobesia botrana* DEN. et SCHIFF. (*Lepidoptera Tortricidae*), au laboratoire. *Ann. Zool.-Écol. anim.*, **2**, 51-77.

IGNOFFO C. M., 1963. A successful technique for mass rearing cabbage loopers on a semi synthetic diet *Ann. entomol. Soc. amer.*, **56**, 178-182.

MOORE I., NAVON A., 1964. An artificial medium for rearing *Prodenia litura* F, and two other Noctuids. *Entomophaga*, **9**, 181-185.

POITOUT S., CAYROL R., 1969. Action de différents facteurs sur le nombre de stades larvaires chez la noctuelle de la Tomate *Helicoverpa armigera* HBN. *Ann. Soc. entomol., fr.*, **5**, 407-427.

POITOUT S., 1969. La consanguinité chez les Lépidoptères *Noctuidae* ; mise en évidence de son importance dans la conduite d'élevage en conditions artificielles. *Ann. Zool.-Écol. anim*, **1**, 245-264.

SHOREY H. H., 1963. A simple artificial rearing medium for the cabbage looper. *J. econ. Entomol.*, **56**, 536-537.

SHOREY H. H., HALE R. L., 1965. Mass rearing of the larvae of nine noctuids species on a simple artificial medium. *J. econ. Entomol.*, **58**, 522-524.

SHUMAKOV E. M., EDELMAN N. M., BORISOVA A. E., 1960. Expériences sur l'élevage d'insectes phytophages sur milieux artificiels (en russe). *Dokl. Akad. Nauk. S. S. S. R.*, **130**, 237.

VANDERZANT E. S., POOL M. C., RICHARDSON C. D., 1962. The role of ascorbic acid in the nutrition of three cotton insects. *J. Insect Physiol.*, **8**, 287-297.

VANDERZANT E. S., RICHARDSON C. D., FORT S. W., 1962. Rearing of the bollworm on artificial diet. *J. econ. Entomol.*, **55**, 140.

Ann. Zool. Écol. anim., 1970, **2** (1), 93-95.

NOTE TECHNIQUE

ÉLEVAGE DU CARPOCAPSE DES POMMES SUR UN NOUVEAU MILIEU ARTIFICIEL NON SPÉCIFIQUE

Claude SENDER

Station de Zoologie,
Centre de Recherches d'Avignon, 84 - Montfavet
Institut national de la Recherche agronomique

INTRODUCTION

Dans une publication antérieure (SENDER, 1969), nous avons relaté la possibilité de maintenir un élevage permanent du Carpocapse sur un milieu gélosé simple et peu coûteux (milieu 1).

Les résultats obtenus sur un tel milieu nous ont conduit à essayer, pour l'élevage de ce même insecte, la formule mise au point et utilisée avec succès par POITOUT et BUES (1969) pour plusieurs espèces de Noctuelles (milieu 2).

La différence entre les compositions de ces deux milieux réside essentiellement dans l'absence de poudre de pomme et d'huile de maïs dans le milieu nº 2 et dans le choix de proportions différentes pour les autres ingrédients.

	Milieu 1	Milieu 2
Eau distillée	170,0 g	170,0 g
Agar	5,0 g	5,0 g
Poudre de pulpe de pomme	9,0 g	
Semoule de maïs	10,0 g	28,0 g
Germe de blé	12,0 g	7,0 g
Huile de maïs	0,4 cm^3	
Levure de bière	10,0 g	7,5 g
Acide ascorbique	1,0 g	1,0 g
Acide benzoïque	0,30 g	0,25 g
Parahydroxybenzoate de méthyle	0,30 g	0,20 g
Auréomycine (solution à 1 mg/50 cm^3)	1 cm^3	

TECHNIQUES

Les techniques d'élevage utilisées pour contrôler la qualité du milieu 2 ont été les mêmes que celles déjà décrites pour le milieu 1. Ceci nous a permis de comparer immédiatement la valeur de chacune des deux alimentations, par le simple examen des critères habituels.

La fabrication du milieu est précisée dans la publication de POITOUT et BUES. Toutefois ce milieu est un peu trop riche en eau ; on peut soit diminuer la quantité d'agar (qui doit de toute façon être ajustée en fonction de sa qualité), soit sécher le milieu par passage pendant deux jours en réfrigérateur.

RÉSULTATS

Actuellement, dix générations de Carpocapse ont été élevées avec succès. On peut constater ce qui suit :

1° un rendement en papillons pour 100 larves installées individuellement un peu moins élevé, soit 83 $\pm$ 2 p. 100 au lieu de 88 $\pm$ 2 p. 100 sur le milieu 1.

2° une durée moyenne du développement larvaire et nymphal dans les deux cas de 32 jours.

3° une fécondité satisfaisante des femelles ; 86 p. 100 des femelles installées en couples isolés pondent des œufs fertiles ; 130 œufs en moyenne sont pondus par femelle (160 œufs dans le cas du milieu 1). Le taux d'éclosion des œufs est comparable, environ 70 p. 100.

4° une longévité des adultes sensiblement la même pour les deux types d'alimentation.

5° comme sur le milieu 1, une bonne reproductibilité des résultats d'une génération à l'autre.

CONCLUSION

Un milieu duquel ont été exclus des aliments spécifiques du Carpocapse (pulpe et pépin de pomme) a permis un élevage satisfaisant pendant dix générations ; les résultats sont légèrement moins bons que ceux obtenus avec un milieu plus riche (SENDER, 1969). Le caractère très courant des produits utilisés en fait un milieu intéressant pour un élevage massif. Le seul constituant coûteux est l'agar. BRINTON, PROVERBS et CARTY (1969), pour un milieu plus complexe, utilisent comme support un mélange de pulpe de bois, de sciure (ou de copeaux) de bois et de son de blé. Les avantages d'un tel support pour un élevage massif nous conduiront à l'essayer avec notre formule de milieu.

Reçu pour publication en septembre 1969.

SUMMARY

REARING OF THE CODLING MOTH
ON A NEW ARTIFICIAL NON SPECIFIC MEDIUM

A medium of which nutritive components are maize semolina, wheat germ, brewers'yeast, ascorbic acid, has allowed a satisfactory rearing of *Carpocapsa* during 5 generations.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BRINTON F. E., PROVERBS M. D., CARTY B. E., 1969. Artificial diet for mass production of the Codling moth, *Carpocapsa pomonella* (*Lepidoptera* : *Olethreutidae*). *Canad. Entomol.*, **101**, 577-584.

POITOUT S., BUES R., 1970. Élevage de plusieurs espèces de Lépidoptères *Noctuidae* sur milieu artificiel riche et sur milieu artificiel simplifié. *Ann. Zool.-Écol. anim.*, **2**, 79-91.

SENDER C., 1969. Élevage du Carpocapse des pommes, *Carpocapsa* (*Laspeyresia*) *pomonella* sur milieu artificiel simplifié. *Ann. Zool. Écol.-anim.*, **1**, 321-326.

ANNALES DE ZOOLOGIE-ECOLOGIE ANIMALE

VOL. 2 N°. 1 1970

Nom de l'emprunteur	Emprunté le	remis le

Ann. Zool. Écol. anim., 1970, **2** (1), 97-120.

MISE AU POINT BIBLIOGRAPHIQUE

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU COMPORTEMENT PARENTAL CHEZ LES OISEAUX

Ph. GRAMET

Laboratoire des Petits Vertébrés,
Centre national de Recherches zootechniques, 78 - Jouy-en-Josas
Institut national de la Recherche agronomique

I. — INTRODUCTION

Parmi tous les comportements manifestés par les Oiseaux, le comportement reproducteur est celui qui a été le plus souvent analysé par les éthologistes.

Il est cependant encore difficile de se faire une idée précise de l'ensemble des phénomènes qui se succèdent dans le temps, car beaucoup d'auteurs se sont limités dans leurs recherches à un aspect particulier du comportement : comportement territorial, parade sexuelle, rapports parents-jeunes, etc.

Dans notre travail de 1968, nous nous sommes attaché à l'étude des comportements parentaux chez quelques Corvidés. Il nous semble présentement utile d'inclure les résultats obtenus dans le cadre d'une synthèse générale des travaux publiés en ce domaine et relativement aux espèces nidicoles. Celle-ci est suivie d'une rapide revue bibliographique consacrée aux phénomènes observés chez les espèces nidifuges afin de regouper en une seule publication les principales connaissances actuelles ayant trait aux comportements parentaux chez les Oiseaux.

II. — AU COURS DE LA PHASE DE NIDIFICATION

Chaque espèce a une ou plusieurs périodes de nidification annuelles dont les limites temporelles sont, selon la terminologie anglo-saxonne, déterminées par l'action simultanée de facteurs pouvant se grouper en deux classes :

— *Les facteurs fondamentaux* (*ultimate factors*) qui, par sélection progressive, ont évolutivement conduit au résultat suivant : le volume moyen des couvées correspond au nombre de jeunes susceptibles d'être élevés à une époque où la nourriture appropriée à leurs besoins est la plus abondante.

— *Les facteurs immédiats* (*proximate factors*) qui, par leurs répercussions, déterminent les dates réelles de commencement et de fin de la période de reproduction pour une saison donnée. Ce sont eux qui régissent le développement gonadique et donc l'activité sexuelle des Oiseaux.

Leur rôle peut être mis en évidence à chacune des étapes de ce segment de comportement (EMLEN, 1941 ; TINBERGEN, 1953). Chacune d'elles est en étroit synchronisme avec un stade particulier de développement du tractus génital. Plus l'achèvement de la construction du nid est proche, plus les phénomènes sont caractéristiques. MARSHALL (1961) rapportant les conclusions de KORTLANDT (1940) et de HINDE (1958) voit à ce stade l'intervention d'une commande neurohormonale : « Le changement d'une catégorie de matériau pour une autre doit être partiellement contrôlé de façon interne, probablement par une modification du milieu hormonal de l'Oiseau influençant sa sensibilité ventrale aux stimuli provenant de la coupe du nid. »

Diverses observations ou expériences laissent à penser que si l'établissement des conditions externes favorables joue un rôle primordial, le déroulement ultérieur des phénomènes est, en fait, la résultante d'une interaction continue entre le biotope où évolue l'Oiseau et le milieu interne de chacun des deux partenaires du couple :

a) Nécessité d'une stimulation réciproque (POULSEN, 1953 ; LEHRMAN, 1959).

b) Nécessité de la présence de matériaux adaptés et de sites favorables pour la construction.

En l'absence de ces conditions des inhibitions de ponte peuvent être observées chez certaines espèces tandis que pour d'autres on note, au niveau de la population, un étalement de la période d'ovulation pour les divers couples. Dans ce cas le phénomène est, dans ses répercussions, comparable à celui qui peut être déclenché expérimentalement par injections de certaines substances, utilisées en médecine vétérinaire, ayant une action directe ou indirecte sur le système neurohormonal de l'Oiseau.

c) Influence de la structuration du nid, qui joue par le travail déjà réalisé et non pas toujours par la stimulation tactile qu'elle est susceptible d'exercer sur les constructeurs.

Les travaux de HANN (1941), DAVIS (1958) et spécialement ceux de CHANCE (1922-1940) illustrent ce fait, car ayant trait à des espèces parasites, les influences tactiles directes se trouvent éliminées. Pour CHANCE le développement de l'oviducte du Coucou gris (*Cuculus canorus* L.) serait stimulé lorsque la femelle verrait un hôte potentiel en train de construire son nid. Dans les premiers stades, cette vue de l'hôte est nécessaire, mais CHANCE a montré qu'ultérieurement l'évolution physiologique du parasite se poursuit même si la stimulation initiale disparaît. La liaison parasite-hôte ne présente donc pas un caractère individuel mais s'établit à un niveau interspécifique.

d) A ces principaux facteurs vient, chez les espèces coloniales, se surajouter l'action de l'effet de groupe qui, en règle générale, tend à une synchronisation des différentes phases de la reproduction chez tous les couples de la colonie (NEFF, 1937 ; DISNEY et MARSHALL, 1956 ; GRAMET, 1968).

Les délais susceptibles d'être notés pour l'achèvement complet du nid et le dépôt du premier œuf dans la coupe sont sujets à des variations annuelles et locales en fonction précisément de l'influence prépondérante de tel ou tel de ces facteurs au cours de la saison étudiée.

Des phénomènes d'une toute autre nature peuvent être observés chez des couples, qui, étant en train de pondre ou de couver, subissent la perte de leur nid et de leur contenu. Dans la majorité des cas ils édifient un second nid et procèdent à une ponte de remplacement. Selon les espèces un comportement semblable peut, à la suite de circonstances identiques, réapparaître plusieurs fois au cours d'un même cycle reproducteur (exemples donnés par LABITTE, 1932 ; MAZENOT, 1938 ; GRAMET, 1968 ; chez les Corvidés).

Cette potentialité des Oiseaux prouve que la ponte n'implique pas une extinction du comportement de nidification. Elle déclenche uniquement une inhibition de ce dernier, inhibition qui peut être levée si une modification d'une intensité suffisante se produit soit dans les facteurs de l'environnement soit dans le milieu interne de l'Oiseau.

L'observation précise du comportement des couples lors de la construction de nids de remplacement révèle que :

— Plus la destruction du nid est tardive dans la saison, plus les couples ont tendance à édifier un nid qui ne présente plus toutes les caractéristiques spécifiques (ce fait indique que les Oiseaux manifestent, dans le temps, une aptitude décroissante à structurer un nid).

— Dans la grande majorité des espèces le délai de réapparition du comportement de nidification est le même quel que soit le stade de développement des œufs (ponte ou incubation des œufs) contenus dans la coupe (AMANTEA, 1928 ; BLANCHARD, 1941 ; NICE, 1949 ; SOWLS, 1949 ; PALUDAN, 1951 ; SEUBERT, 1952 ; KOBAYASHI, 1953 ; GURR, 1954 ; GRAMET, 1968).

LORENZ (1931), ZIMMERMANN (1951), GRAMET (1968) signalent d'autre part chez le Choucas (*Corvus monedula* L.) des réapparitions sporadiques d'activités de construction peu après la phase d'éclosion.

La confrontation de ces diverses observations et expériences laissent à penser que le déterminisme des phénomènes est à rechercher dans un état neurohormonal particulier de l'Oiseau qui se trouve réalisé en début de saison, puis modifié lors de la ponte.

Le comportement de nidification est susceptible de réapparaître si l'Oiseau retrouve, pour une raison quelconque, une ambiance interne propre à sa manifestation. Par contre, peu après l'éclosion des jeunes la destruction du nid n'entraîne plus l'édification d'un nid de remplacement. A ce stade il n'y a donc plus seulement inhibition mais extinction du comportement de nidification jusqu'au cycle reproducteur suivant qui, selon les espèces, peut avoir lieu au cours de la même saison (Plocéidés) ou l'année suivante (Corvidés, sous nos climats). La fin de la phase d'incubation doit être considérée comme le stade ultime où l'Oiseau possède encore cette potentialité. Il faut d'ailleurs remarquer que la phase d'éclosion correspond à une modification brusque et intense du milieu interne de l'Oiseau (SAEKI et TANABE, 1955) et que c'est précisément à cette période qu'ont été notées sous forme de séquences très partielles les dernières manifestations des activités de construction.

III. — AU COURS DE LA PHASE DE PONTE

Toutes les espèces ont, en conditions normales, au moins une période annuelle de ponte.

Toutes ne présentent pas, par contre, un comportement de ponte déclenché par les interactions qui se créent entre le phénomène physiologique et la femelle, ou les deux partenaires du couple. Pour KENDEIGH (1952) la condition primitive semble être une participation active des deux partenaires tandis qu'évolutivement le rôle imparti à la femelle s'est accru.

Le volume d'une ponte, pour une espèce donnée, est sujet à des variations mais celles-ci sont, en conditions normales, de faible amplitude. C'est pourquoi il est fréquemment indiqué pour chaque couple un volume moyen de ponte considéré comme une caractéristique spécifique.

Si la femelle est perturbée pendant sa ponte les phénomènes peuvent revêtir des aspects différents selon qu'elle appartient ou non à une espèce dite à « ponte déterminée » (*determinate layer*). Dans le premier cas le volume de la ponte est prédéterminé avant même le dépôt du premier œuf. Toute modification apportée au contenu du nid en cours de ponte demeure sans effet sur le nombre total d'œufs pondus par la femelle. Dans le second cas (espèce à ponte non déterminée) par des interventions appropriées sur le contenu d'un nid, il est possible d'obtenir une modification du nombre d'œufs pondus par la femelle : augmentation de celui-ci par retrait d'œufs ou diminution par addition d'œufs étrangers (PALUDAN, 1951 ; TINBERGEN, 1953 ; WEIDMANN, 1956).

WEIDMANN (1956) a mis en évidence que des manifestations caractéristiques du comportement incubateur des Laridés apparaissent dès la ponte du premier œuf. Cet auteur émet l'hypo-

thèse que la participation à l'incubation provoque une stimulation qui supprime la production d'œufs. Les stimuli émanant de la ponte et, en toute vraisemblance à travers l'acte d'incubation, modifieraient le *pattern* des sécrétions de la glande thyroïde. La maturation complète de certains follicules serait inhibée ce qui déclencherait un arrêt de la ponte.

Il n'est peut-être pas impossible qu'un mécanisme de même nature joue pour les espèces à ponte déterminée. Chez la plupart d'entre elles l'incubation proprement dite (et non pas seulement la couverture des œufs) semble débuter en fin de ponte. Toute modification apportée au cours de celle-ci ne serait évidemment pas susceptible d'inhiber la ponte si le mécanisme déclencheur de l'arrêt de ponte est lié au comportement d'incubation.

En fait, les expériences de POULSEN (1953) sur Pigeons laissent supposer que le déterminisme exact de ces phénomènes doit être plus complexe. Par dépôt préalable d'œufs dans des nids appartenant à des couples n'ayant pas encore pondu, l'auteur obtient l'inhibition de la ponte naturelle seulement chez 50 p. 100 des femelles (les stades ultérieurs de la reproduction étant effectifs et orientés en fonction des œufs déposés). L'acte d'incubation ne suffit donc pas, en lui-même, pour empêcher régulièrement la réalisation de la ponte naturelle.

Le comportement de ponte est d'une part guidé par des stimuli localisateurs issus des comportements antérieurs et est, d'autre part, dominé par la physiologie de la femelle. Il en résulte qu'il ne se manifeste pas dans sa plénitude dès le dépôt du premier œuf dans la coupe du nid.

Les expériences de GRAMET (1968) permettent de préciser quels sont les stimuli-signes qui déclenchent chez les Oiseaux l'apparition et le maintien des comportements parentaux assurant ainsi la sauvegarde de la ponte :

— l'intégrité du nid qui doit être respectée dans une très large mesure ;

— l'intégrité des œufs ou, au moins, d'un certain nombre d'entre eux ;

— la présence de ceux-ci dans la coupe du nid ou tout au plus à faible distance chez les espèces susceptibles de présenter un comportement de remise dans la coupe du nid des œufs sortis accidentellement (*egg-retrieving*).

Si ces conditions ne se trouvent pas réalisées le nid et son contenu sont abandonnés.

IV. — AU COURS DE LA PHASE D'INCUBATION

Comme dans la phase précédente il faut distinguer le phénomène physiologique des comportements parentaux susceptibles de se manifester.

Dans la majorité des cas, les parents doivent participer activement à la réalisation des conditions nécessaires pour assurer la survie et la croissance de l'embryon (couvaison, retournement des œufs, etc).

Selon les espèces, les comportements parentaux sont plus ou moins diversifiés. Ils ne font totalement défaut que chez quelques représentants de la famille des Mégapodidés, tandis qu'ils apparaissent mais demeurent très primitifs chez d'autres, pouvant par exemple se limiter à la défense de la ponte (non couvée), à sa protection matérielle contre les écarts de température [1].

Le déterminisme de ces comportements nouveaux, ou de la persistance de comportements antérieurs (garde et défense du nid par exemple) n'est pas en liaison avec la fertilité des œufs. Des réactions parentales identiques peuvent être obtenues en remplaçant les œufs féconds par des œufs infertiles ou même des œufs postiches. La ponte joue donc, à ce stade du moins, un rôle passif. L'origine des modifications comportementales réside chez le ou les parents. Les travaux

[1] Il est bien certain qu'il n'y a pas manifestation de comportements parentaux *sensu stricto* lors d'incubations artificielles. Il est à remarquer toutefois que, pour la réussite de telles opérations, l'Homme a eu à tenir compte de certains des actes effectués en conditions naturelles par les parents (retournement des œufs par exemple).

de SAEKI et TANABE (1955) sur la Poule ont mis en évidence une augmentation rapide du taux sanguin de prolactine dès le début de la phase d'incubation. L'influence directe, ou indirecte selon BENOIT (1956), de cette hormone est confirmée par de nombreuses expériences dont particulièrement celles de LEHRMAN (1956) et de PATEL (1956).

Mais dès 1927, LIENHART a noté qu'une injection de sérum de Poule en incubation à des Poules non couveuses, ou même à des Coqs est susceptible de provoquer chez ces animaux l'apparition du comportement d'incubation.

Le, ou les facteurs, à l'origine de ce changement dans l'ambiance interne de l'Oiseau ne sont pas encore clairement définis de nos jours.

Ils ne sont pas obligatoirement sous la dépendance de la présence d'œufs dans le nid (PATEL, 1936 ; TINBERGEN, 1936).

L'étude des variations du taux de prolactine qui demeure élevé durant toute la phase d'incubation (LEHRMAN, 1956) puis baisse brusquement lors des éclosions (SAEKI et TANABE, 1955) a conduit LEHRMAN (1956) à formuler l'hypothèse suivante :

— Ce serait l'acte d'incubation lui-même qui entretiendrait cet état hormonal et ce, grâce aux informations reçues par voies tactile, thermique et visuelle.

Cette hypothèse permet de comprendre pourquoi PATEL (1936) a pu définir cette période comme étant d'une relative stabilité. Elle fournit de plus des explications cohérentes aux phénomènes susceptibles d'être observés lorsque des parents, en phase d'incubation, se trouvent placés en face de situations nouvelles, naturelles ou expérimentales :

— *L'apparition* des comportements liés à la phase d'incubation peut être provoquée par des injections hormonales appropriées ou par toute autre technique déclenchant chez l'Oiseau une production de prolactine à un taux suffisant (SHOEMAKER, 1939).

— *Le maintien* de ces comportements est aisé et a d'ailleurs fait l'objet de nombreuses pratiques avicoles ou cynégétiques (1). Il suffit d'éviter l'apparition, pour les parents, d'une situation nouvelle (éclosions), source de stimulations différentes susceptibles de modifier l'ambiance interne de l'Oiseau.

Cette possibilité d'intervention est cependant limitée dans le temps en raison de l'évolution naturelle du cycle sexuel des espèces qui se poursuit même si le déroulement comportemental est expérimentalement bloqué. Dès que les Oiseaux atteignent leur phase de régénération gonadique, le comportement d'incubation disparaît. En effet, à cette époque les parents ne sont plus physiologiquement réceptifs et la couvée n'est plus alors source de stimulation.

— La *disparition* de ces comportements se réalise normalement lors des éclosions.

Expérimentalement un résultat semblable peut être obtenu à la suite de toute intervention directe sur la source d'informations qui contribue à son maintien (destruction ou détérioration du complexe « nid-œufs » (2) ou par toute autre technique (3) déclenchant une modification brusque de l'ambiance interne de l'Oiseau).

En conditions naturelles, une disparition anticipée des comportements liés à l'incubation peut parfois être observée chez certaines espèces coloniales (Corvidés, Veuves) bien que la stimulation demeure et que les parents soient encore physiologiquement réceptifs.

Cette modification du déroulement séquentiel normal chez des couples abandonnant leurs couvées est une conséquence de leur mode de vie et de l'importance qu'acquiert alors l'effet de

(1) Résultats retrouvés sur espèces sauvages par divers auteurs. Nous citerons l'exemple d'une femelle de Choucas ayant assuré l'incubation d'œufs, remplacés par d'autres avant qu'ils n'éclosent, pendant 48 jours au lieu de 18.

(2) Il semble préférable de considérer le complexe « nid-œufs » plutôt que seulement « les œufs ». En effet, il est très exceptionnel que l'incubation se poursuive si le nid est détérioré ou détruit même si la ponte est respectée (GRAMET, 1968). Au contraire, des exemples de poursuite des comportements parentaux adaptés à l'incubation ont été notés bien que les pontes aient été enlevées (HOWARD, 1940 ; GRAMET, 1968).

(3) Parmi les très nombreuses techniques citées signalons celle indiquée par JEANNOUTOT et ADAMS (1960), comme ayant une efficacité des plus spectaculaires : le passage d'avions à réaction à basse altitude.

groupe. Ce dernier exerce une stimulation plus intense et fait disparaître ainsi les réactions parentales habituelles.

Il faut remarquer que cette dominance de l'effet de groupe sur les comportements parentaux n'est pas générale. Ainsi chez les Hirundudinés la dominance joue au profit des comportements parentaux : les autres membres de la colonie partent tandis que les couples retardataires restent pour achever la couvaison de leurs œufs et élever ensuite leurs jeunes.

La hiérarchie des stimuli en compétition, couvée et comportements parentaux d'une part, vie coloniale d'autre part, apparaît être une caractéristique spécifique.

Une mention spéciale sera faite des expériences d'introductions de jeunes vivants dans un nid au cours de la phase normale d'incubation (les œufs du nid d'hôte étant laissés en place). A la stimulation normale émanant des œufs vient brusquement se surajouter une autre source de stimulation, de nature plus complexe émanant des jeunes vivants déposés dans le nid.

La réaction parentale la plus généralement observée (GRAMET, 1968) est l'adoption et l'élevage des jeunes par les parents du nid d'hôte et ce, au détriment de leurs propres œufs (1).

En fait, par cette intervention, les parents se trouvent brusquement placés en face de deux situations différentes, normalement séparées dans le temps. L'adaptation rapide de leurs comportements en fonction des besoins précis des jeunes révèle que la stimulation qui émane d'eux domine dans des délais très courts celle provenant de la couvée (GOODWIN, 1956 ; GRAMET, 1968).

En résumé, pendant la phase d'incubation toute action sur la couvée, non susceptible de modifier l'équilibre hormonal du ou des parents ne perturbe pas leurs comportements.

Les résultats obtenus par GRAMET (1968) à la suite d'interventions de type quantitatif (expériences d'additions ou d'enlèvement d'œufs) ou d'interventions de type qualitatif (remplacement de la couvée naturelle par des œufs appartenant à une ou plusieurs autres espèces), ou même enfin les deux modes d'intervention réalisés simultanément en sont autant de preuves.

V. — AU COURS DE LA PHASE D'ÉCLOSION CHEZ LES ESPÈCES NIDICOLES

La phase d'éclosion a une durée plus faible que celle de ponte car les éclosions des différents œufs de la couvée sont regroupées dans le temps.

En 1926, HEINROTH émet l'hypothèse que les derniers œufs pondus le sont à un stade de développement embryonnaire plus avancé. VINCE (1964, 1966), COSHEN et THOMPSON (1968) mettent en évidence le rôle que jouent les échanges sonores entre les embryons d'une même couvée. Par le jeu de ce mécanisme il se produit une simultanéité des éclosions supérieure à celle qui se réalise si les œufs sont incubés en isolement acoustique.

Malgré sa brièveté relative, la phase d'éclosion revêt une grande importance éthologique. En effet, dès que les parents ont été l'objet de stimulations en provenance de leurs poussins il se produit une modification telle que tout retour à un stade antérieurement vécu au cours du même cycle devient impossible. Les expériences éliminant la phase d'éclosion (GRAMET, 1968) prouvent que la disparition de cette potentialité n'est pas une conséquence des phénomènes particuliers liés à l'éclosion mais découle de la présence même de jeunes, mobiles, dans le nid.

Une autre caractéristique éthologique de cette phase mérite de retenir l'attention :

Dès les premières éclosions les parents se trouvent en présence de stimulations nouvelles qui évoluent continuellement en fonction du développement des nouveaux-nés. Ceux-ci jouent

(1) Au moins dans les cas où les jeunes introduits appartiennent à la même espèce que les parents du nid hôte. Lors d'introductions interspécifiques nous estimons possible une préservation momentanée des œufs laissés dans le nid.

un rôle actif dans l'orientation des comportements parentaux tandis que seul un rôle passif peut être attribué aux nids et aux couvées (1). Dès ce stade il convient donc d'étudier non plus seulement les comportements des parents mais également ceux des jeunes ainsi que les interactions qui se créent et qui évoluent dans le temps entre les différents membres de la famille.

Pour les parents des comportements caractéristiques nouveaux apparaissent : ceux liés au maintien de la propreté du nid, au réchauffement des poussins, à leur nourrissage, tandis que d'autres, préexistants, acquièrent leur plénitude d'expression : garde et défense du nid particulièrement.

L'entretien de la propreté du nid est selon les espèces assuré par un partenaire du couple ou par les deux. Des exagérations comportementales ont été occasionnellement rapportées (Lees, 1949 ; Goodwin, 1956). S'il est possible de penser que ces activités exécutées à proximité immédiate des nouveaux-nés puissent jouer un rôle dans la découverte des oisillons par les parents, surtout dans le cas ou un seul sexe assure l'incubation, les expériences de Gramet (1968) révèlent que ce phénomène n'est pas une condition nécessaire, au moins chez les Corvidés.

Le réchauffement des jeunes par les parents conditionne les chances de survie des poussins qui naissent couverts au plus d'un léger duvet et ne peuvent pas assurer leur régulation thermique. Il doit être maintenu pendant plusieurs jours. Bien que la posture d'un parent réchauffant ses jeunes soit semblable (sinon identique) à celle qu'il présente lors de l'incubation, il semble établi que la base physiologique de ces deux comportements est différente. A chacun d'eux correspond un état interne particulier (Burrows et Byerly, 1938 ; Ramsay, 1953 ; Saeki et Tanabe, 1955).

Howard (1940), Blanchard (1941), Kobayashi (1951) pensent que c'est la présence de jeunes vivants dans le nid qui inhibe la sécrétion de FSH.

Diverses techniques permettent d'induire, chez les Oiseaux non en reproduction, le comportement de réchauffement des jeunes. Les analyses hormonales effectuées ont mis en évidence que l'acquisition de ce comportement n'était pas concomitant avec un accroissement du taux de prolactine (Lehrman, 1956 ; Collias, 1950).

De plus il n'y a pas apparition de plaques incubatrices, phénomène pour lequel Patel (1936) a montré le rôle imparti à la prolactine.

Le comportement de nourrissage des jeunes par le ou les parents a fait l'objet de nombreuses analyses descriptives mais son déterminisme demeure fort mal connu. Ainsi le problème de la découverte des jeunes par le couple n'est pas élucidé. Lehrman (1955) à la suite de ses expériences sur la Tourterelle à collier (*Streptopelia risoria* L.) envisage que la découverte des jeunes serait une conséquence des stimulations nouvelles perçues par les parents. Chez les espèces où un seul sexe assure l'incubation, les données actuelles sont encore très fragmentaires (Lorenz, 1931 ; Skutch, 1953). Les expériences de Gramet (non publié) sur la résistance de jeunes poussins privés de nourriture démontrent, qu'au moins chez le Choucas, les premiers nourrissages doivent avoir lieu dans les quelques heures suivant l'éclosion.

Gramet (1968) a également mis en évidence que l'apparition de ces comportements de régurgitation alimentaire sont indépendants de critères familiaux (introduction de poussins de la même espèce) ou même de critères spécifiques (introduction de poussins d'une autre espèce que celle des parents du nid hôte).

Il ressort de ces travaux que le stimulus-signe efficace pour le déclenchement des réactions de nourrissage est la présence d'un jeune, mobile, dans le nid.

La qualité de nouveau-né n'intervient pas car la même réaction peut être obtenue par introduction de jeunes déjà emplumés (Goodwin, 1956 ; Gramet, 1968). Dans les phénomènes naturels cette qualité de nouveau-né intervient uniquement dans le déclenchement du comportement de réchauffement de l'oisillon par les parents, stade qui, dans les expériences précédemment citées, n'apparaît pas.

(1) Chez les espèces nidifuges il est possible qu'au cours des derniers jours d'incubation, les émissions provenant des embryons jouent un rôle dans la modification des comportements parentaux. Cette hypothèse est étudiée ultérieurement (p. 110).

VI. — AU COURS DE LA PHASE DE SÉJOUR AU NID DES JEUNES NIDICOLES

A la lumière des travaux des écoles de THORPE et TINBERGEN trois stades successifs peuvent être distingués quant à la maturation du comportement d'un jeune nidicole :

a) stade de réponse motrice réflexe précoce où le jeune n'est pas orienté par les stimuli du milieu (surtout vibratoires) mais seulement incité à tendre brusquement le cou en levant la tête et en ouvrant le bec,

b) le stade de réponse motrice orientée où le jeune dirige son bec ouvert dans la direction d'où viennent les stimuli (surtout visuels) qu'il perçoit,

c) le stade de maturation définitive où le jeune va coordonner parfaitement ses mouvements de demande de nourriture et va également différencier les stimuli du milieu extérieur en leur donnant des valeurs qualitatives.

Pour les parents cette évolution se traduit par une stimulation de plus en plus contraignante et, chez de nombreuses espèces, peu avant l'envol des jeunes, mâles et femelles présentent des comportements identiques orientés vers la satisfaction des besoins de leurs jeunes (GRAMET, 1956).

Il est difficile d'aborder l'étude du déterminisme de l'évolution continuelle des rapports intrafamiliaux par l'observation directe des comportements des divers membres de la famille. C'est pourquoi celle-ci sera effectuée par analyse de résultats expérimentaux.

Comportement de nourrissage des jeunes.

Chez la Tourterelle à collier, LEHRMAN (1955) rapporte les observations suivantes : au cours des derniers jours d'incubation, à laquelle participent les deux parents, les adultes présentent un jabot engorgé de « lait de Pigeon », qui sera la nourriture des jeunes. Ils se révèlent agités, picorant sans cesse leur poitrine, les brindilles autour d'eux. Ils manifestent de plus toutes les caractéristiques d'Oiseaux ayant tendance à vomir.

Les phénomènes liés aux vomissements chez les Oiseaux ont été étudiés depuis fort longtemps (WHITMAN, 1919 ; HANZLIK, 1929 ; etc). Il est à remarquer qu'ils existent également chez des espèces nidifuges où les jeunes ne sont pas nourris par régurgitation (MITCHELL, 1870 ; ZELHUISEN, 1895 ; POLH. 1912).

LEHRMAN, se référant à la conclusion de WHITMAN (1919) : « les mouvements parentaux de nourrissage doivent être regardés non comme un acte instinctif qui évolue en connexion avec son utilité dans le nourrissage de l'oisillon mais bien plutôt comme des mouvements ordinaires de vomissement déclenchés par des conditions spéciales », a cherché ces conditions spéciales. Pour cet auteur elles sont au nombre de deux :

1° le jabot des parents est engorgé de lait de Pigeon,

2° les parents sont normalement, à tour de rôle, accroupis sur les œufs dans le nid.

Le mécanisme déclencheur du premier nourrissage serait le suivant : le poussin, couvert par le parent, remue et excite occasionnellement la poitrine de l'adulte au niveau du jabot, ce qui a une action émétique. Le parent, de son côté, picore le poussin comme il picore sa propre poitrine ou le nid. Le poussin introduisant son bec dans la gorge de l'adulte stimule la régurgitation du lait de Pigeon. Pour le parent ce phénomène se traduit par une disparition quasi instantanée de l'agitation antérieure due à l'engorgement de son jabot.

La réponse de régurgitation est donc originellement provoquée par des stimuli tactiles dus au frottement du bec au niveau de la poitrine de son parent. Mais ce dernier se conditionne rapidement à des stimuli non tactiles émanant du poussin vivant dans le nid. Il se crée une connexion entre l'agitation ressentie par le parent ayant du lait de Pigeon à régurgiter et la présence du jeune comme un exutoire pouvant faire disparaître cette tension. Cette faculté de conditionnement avait déjà été démontrée par RICHTER (1927) et HULL (1943).

LEHRMAN a de plus prouvé que cette expérience demeure acquise : pour un couple, en première année de reproduction, les temps de latence entre le moment de l'éclosion et le premier nourrissage diminuent au cours des cycles successifs.

Par injection de prolactine, il est possible de provoquer un engorgement du jabot chez des Tourterelles non en reproduction. Si, à ce stade, les Oiseaux sont mis en présence de jeunes leur comportement varie en fonction de leur expérience. Des adultes s'étant déjà reproduits vont au-devant des jeunes et les nourrissent, ils retrouvent ainsi leur calme. Au contraire les autres, ne s'étant jamais reproduits, ignorent les jeunes et restent agités. Il faut remarquer cependant qu'ils n'attaquent pas les jeunes comme ils l'auraient fait dans d'autres circonstances : cet état interne de l'Oiseau correspond à une disparition momentanée de l'agressivité.

Enfin, par anesthésie locale du jabot, LEHRMAN a mis en évidence que la réaction notée est réellement déclenchée par la tension ressentie par l'adulte. Dans de telles conditions en effet des adultes, même expérimentés, ne prêtent aucune attention aux jeunes demandant de la nourriture.

La conclusion de cet auteur est la suivante : « La prolactine déclenche la réaction de régurgitation non pas parce qu'elle agit sur un mécanisme nerveux central hypothétique pour un instinct de nourrissage mais bien parce qu'elle établit un état de tension périphérique que l'Oiseau réduit selon les moyens qu'il a appris à connaître. »

Si une extrapolation de cette hypothèse aux Columbidés paraît logique en raison de la production par les parents de la nourriture des jeunes selon un mécanisme physiologique semblable il n'en est plus de même pour toutes les autres espèces où la nourriture des jeunes doit être trouvée, en nature, par les parents.

Il n'est pas à exclure cependant qu'un état de tension puisse se manifester chez l'adulte qui revient au nid le bec ou la poche gulaire remplis d'aliments pour les jeunes. Ce n'est, toutefois, pas démontré et de plus, à l'inverse des phénomènes qui se produisent chez la Tourterelle, cette tension serait la résultante d'actions volontaires.

Il faudrait admettre que la stimulation des jeunes au nid provoque l'apparition chez les parents du comportement de recherche active de la nourriture, comportement qui entraînerait la création progressive d'un état de tension chez l'Oiseau. Le retour au nid fournirait à l'adulte la possibilité de réduire cette tension « selon les moyens qu'il a appris à connaître ». Autrement dit, différents dans leur ontogenèse (production interne de lait de Pigeon ou collecte en nature de nourriture) les deux mécanismes présenteraient en phase finale, une convergence sensible. Il est d'ailleurs à remarquer que, par référence à l'hypothèse de LEHRMAN, divers phénomènes liés au comportement de nourrissage peuvent être regroupés et donner lieu à une interprétation générale commune :

— la création progressive d'un cérémonial de plus en plus strict lié au transfert dans le gosier du jeune par conditionnement simultané et du parent et du jeune,

— nourrissage des jeunes parasites par les possesseurs du nid où ils ont éclos (ou ont été déposés). En effet, dans l'hypothèse rapportée les mécanismes évoqués ne font pas appel à des critères spécifiques.

Ainsi GRAMET (1968) au cours de ses expériences d'élevages interspécifiques chez les Corvidés a fait les observations suivantes : la forme des bourrelets commissuraux, leur couleur ainsi que celle de la cavité buccale ne constituent pas des stimuli spécifiques quant à la sélectivité des réponses des adultes aux demandes de nourriture des jeunes.

— nourrissage de la couveuse par le mâle comme par exemple chez les Corvidés.

Ce comportement prouve que le phénomène de transfert de nourriture n'est pas intrinséquement lié à l'état de jeune puisqu'il peut se manifester envers un adulte. La qualité de jeune intervient, toutefois, lorsque le parent nourricier se trouve devant une sollicitation compétitive : adulte-jeunes. Après des délais variables le mâle ne manifeste plus le comportement de nourrissage qu'en faveur des jeunes malgré les demandes réitérées de la femelle.

L'explication d'OWEN (1959) faisant appel à la quantité de nourriture susceptible d'être rapportée au nid par le mâle est rejetée par GRAMET (1968) qui pense que le phénomène est de

nature différente. Plus un jeune grandit, plus il exerce une stimulation intense sur l'adulte qui se trouve ainsi en situation de conflit. Cette dernière fait très rapidement place à une dominance complète des stimulations en provenance des jeunes. Ainsi, par dépôt d'un jeune Freux âgé de 15 jours dans un nid de Pie au stade fin d'incubation, cet auteur a observé que non seulement le mâle a cessé de nourrir la femelle dans les heures suivantes mais que, de plus, celle-ci a participé aussitôt au nourrissage du jeune Freux, ce qui représente pour elle l'acquisition en quelques heures d'un comportement adapté à la situation expérimentale créée.

L'augmentation progressive de la contrainte, liée au développement du jeune a été également étudiée. Si la modification apportée consiste en une accélération expérimentale du déroulement séquentiel naturel (oisillons remplacés par des plus âgés et donc plus développés) les parents adaptent très rapidement leur comportement afin de rétablir le parallélisme qui existe en conditions normales. Tel est le cas par exemple de l'expérience rapportée précédemment. Au contraire si la nichée réalisée est plus jeune, et donc moins développée que celle vivant dans le nid avant l'intervention, son devenir est fonction de la différence d'âge séparant ces deux nichées. Ainsi lorsque l'écart dépasse huit jours chez le Choucas, les jeunes sont abandonnés. Il semblerait que la stimulation émanant de ces oisillons ne soit plus suffisante pour être intégrée par les parents, physiologiquement réceptifs. GRAMET remarque que, dans ce domaine, les variations individuelles semblent jouer un grand rôle.

En conclusion l'étude de la nature des rapports parents-jeunes met en évidence que, même si au cours de leur vie les adultes se révèlent aptes à acquérir une certaine expérience, ils ne possèdent jamais un schéma précis des caractéristiques spécifiques des jeunes de leur espèce. Ces dernières ont, au plus, une importance secondaire dans le déclenchement des réactions parentales. L'état de développement du jeune et surtout sa vigueur jouent, par contre, un rôle primordial. La survie d'un poussin est soumise essentiellement aux possibilités réelles qui existent dans le transfert d'une nourriture adaptée de l'adulte vers le jeune. Ce phénomène réduit ainsi les réussites d'élevages parasites (naturels ou provoqués) à des espèces phylogénétiquement voisines et présentant un cérémonial de nourrissage semblable (1).

Un jeune nidicole est sous l'entière dépendance alimentaire des adultes possesseurs du nid où il se trouve. Si les besoins sont satisfaits il se développe et manifeste, même dans le cas de couvées parasites, tous les comportements propres à son espèce : posture de demande de nourriture, réaction de défense, de fuite (GRAMET, 1968).

Au moins chez le Choucas, il a été constaté que des jeunes, soumis à ce stade à des manipulations humaines fréquentes, peuvent, au cours de leur maturation psychologique, présenter des périodes d'accoutumance passagères mais que celles-ci disparaissent peu avant l'abandon du nid et n'impliquent aucun retard par rapport à la maturation psychologique notée en conditions normales (LORENZ, 1931 ; ZIMMERMANN, 1951 ; GRAMET, 1968).

La phase d'éclosion, suivie immédiatement de l'élevage des jeunes, apparaît donc comme un moment-clé dans le comportement reproducteur des Oiseaux. Dès ce stade atteint, où les jeunes, mobiles, source de stimulation complexe, ont remplacé les œufs, tout retour en arrière devient aléatoire à l'inverse des phénomènes antérieurement étudiés. Par contre, une accélération expérimentale du déroulement séquentiel conduit à un rétablissement du parallélisme existant en conditions naturelles : les adultes adaptent, en fonction de la situation, leurs comportements parentaux assurant ainsi la survie des jeunes présents dans leur nid.

(1) Ainsi sont voués à l'échec les élevages interspécifiques Pigeon-Choucas ou Choucas-Pigeon, bien que dans les deux cas les œufs soient respectés, couvés et que les jeunes éclosent (GRAMET, 1968).

VII. — AU COURS DE LA PHASE D'ABANDON DU NID PAR LES JEUNES NIDICOLES

Deux stades successifs sont à distinguer au cours de cette phase. Dans le premier, les jeunes aptes à quitter le nid ne l'abandonnent que temporairement au cours de la journée et y passent la nuit. Dans le second, toute liaison réelle jeune-nid disparaît (même si les jeunes restent à proximité).

1er *stade : les liaisons jeunes-nid subsistent*

Au cours de la phase précédente les jeunes se sont conditionnés à certains signaux annonçant l'imminence d'un nourrissage (1). Au cours de ce stade, leur force physique s'étant accrue, les jeunes, lorsque les conditions de nidification l'autorisent (Freux par exemple), manifestent une tendance à répondre à ces signaux en se dirigeant vers le parent qui revient au nid. GRAMET (1968) a mis en évidence le rôle de ce comportement dans le jeu des phénomènes compétitifs interjeunes en vue de l'obtention de la nourriture.

Progressivement l'adulte n'a plus à se poser sur le bord du nid pour régurgiter les aliments qu'il rapporte. Ce mécanisme est à l'origine de la perte d'intérêt des parents pour le nid au profit exclusif des jeunes qui, dès lors, sont une source de stimulation mobile dans l'espace.

La majorité des auteurs exclut une incitation des parents dans l'abandon temporaire du nid par les jeunes.

Les expériences de GRAMET (1968) démontrent, à l'appui de cette constatation, que chez les Corvidés, les adultes se révèlent incapables de relier l'état de développement physiologique de leurs jeunes avec leur aptitude à voler et qu'ils n'ont, d'autre part, aucune connaissance prédéterminée de la durée naturelle de séjour au nid de ces derniers.

Expérimentalement celle-ci peut être allongée ou diminuée.

Le comportement normal du parent est de revenir à son nid, mais si avant d'y parvenir il est soumis dans son territoire à la stimulation particulière émanant d'un de ses jeunes demandant de la nourriture, il répond à celle-ci. La contrainte est telle, que si seule une partie des jeunes est susceptible d'aller à la rencontre des adultes, ceux restant dans le nid sont abandonnés et les parents ne leur rendent plus visite.

Il est curieux de constater que le jeune Corvidé ne garde sa valeur stimulante que dans le territoire familial. Dès qu'il en sort il est ignoré par les parents même si ces derniers peuvent le voir et l'entendre. Il conserve cependant sa qualité de jeune car il n'est pas chassé par le couple possesseur du territoire où il a pénétré. Certains auteurs expliquent cette tolérance par l'attitude que présente le jeune et qu'ils rapportent aux attitudes de « dominance-soumission » décrites dans les séquences de parade sexuelle (voir par exemple TINBERGEN, 1953).

Cette tolérance révèle simultanément que les adultes reconnaissent leurs propres jeunes. L'origine de cette reconnaissance parent-jeune sera étudiée dans le chapitre suivant.

Le jeune, par contre, quémande envers tout adulte passant près de lui. Cette réaction traduit une phase de flottement dans la maturation psychologique de l'Oiseau. Au stade précédent, en effet, il s'était révélé apte à distinguer ses parents des autres adultes (même chez les espèces coloniales).

L'allongement expérimental de la durée de séjour au nid est possible mais est limité chez certaines espèces coloniales par l'intervention de l'effet de groupe. De plus, chez tous les Oiseaux,

(1) Il en est de même chez la femelle de Freux au cours de la phase d'incubation (GRAMET, 1956). En raison de la nature des stimuli déclencheurs ce phénomène doit être le cas général chez les espèces où la femelle est nourrie par le mâle.

l'atteinte, par les adultes, de la période de repos sexuel provoque la disparition des comportements parentaux. Les Oiseaux ne sont plus physiologiquement réceptifs aux stimulations émanant de leurs jeunes. Ainsi, chez certaines espèces de Procellariiformes les parents abandonnent leurs jeunes au nid (1).

2e stade: il n'existe plus de liaisons jeunes-nid

Selon le mode de nidification l'abandon définitif du nid peut être la conclusion d'une évolution progressive (Freux) ou au contraire un phénomène brusque (Choucas, Étourneau). Dans le second cas GRAMET (1968) pense que le départ du ou des jeunes doit être contrôlé par un des parents. Il ressort, en effet, de ses expériences de parasitisme provoqué que la survie des jeunes parasites implique que les parents assistent à l'envol. Il est à remarquer que les exemples les plus connus de parasitisme naturel ont toujours trait à des espèces qui quittent progressivement le nid, ce qui doit faciliter le maintien de la liaison parent-jeune.

Les observations réalisées à ce stade aident également à la compréhension du déterminisme assurant la reconnaissance parent-jeune. Dans l'exemple étudié précédemment le jeune Freux est toléré bien que n'étant plus sur le territoire familial. Mais la réaction des adultes n'est pas la même si l'intrus est d'une espèce autre. Ainsi un jeune Coucou-Geai pénétrant sur le territoire d'un couple de Pie, voisin du territoire du couple de Pie qui l'a élevé, est aussitôt chassé.

A la tolérance des adultes pour des jeunes de leur propre espèce vient se superposer une intolérance interspécifique. Comment dans ces conditions, un jeune parasite peut-il être nourri par des parents adoptifs après son départ du nid ? Il semble qu'il existe une reconnaissance individuelle des parents pour leurs jeunes, reconnaissance qui ne s'établirait pas à partir de critères spécifiques mais à partir des interactions parents-jeunes au cours du séjour au nid.

GRAMET (1968) considère que la condition nécessaire est un séjour initial du parasite dans le nid-hôte, séjour au cours duquel les adultes manifestent à l'égard du parasite des comportements parentaux identiques à ceux qu'ils présentent normalement vis-à-vis de leurs propres jeunes.

Dans le cas de parasitisme naturel ces interactions peuvent prendre naissance bien avant l'éclosion des jeunes mais les expériences effectuées mettent en évidence que des résultats identiques peuvent être obtenus en déposant dans des nids-hôtes des jeunes parasites presque aptes au vol. La durée minimale de séjour nécessaire dans le nid-hôte n'est pas actuellement précisée.

L'indépendance totale du jeune, qui correspond pratiquement à la capacité qu'il présente de survivre en subvenant lui-même à ses besoins alimentaires, demande des délais variables selon les espèces.

L'arrêt des nourrissages du jeune par le ou les parents, ne doit pas être pris comme étant le critère de cette indépendance. En effet, les deux phénomènes ne sont pas simultanés. De nombreuses observations, confirmées expérimentalement, prouvent que le jeune, même apte à se nourrir seul, continue à quémander de la nourriture et maintient ce comportement tant que les adultes répondent à ses demandes (2). Le phénomène noté est donc, apparemment, semblable à celui décrit lors de l'arrêt des nourrissages de la femelle de Freux par le mâle après la naissance des jeunes. Il est bien évident qu'à ce stade la femelle est apte à se nourrir seule, comme d'ailleurs les expériences de GRAMET (1968) en apportent la preuve.

Le déterminisme de l'arrêt des réponses alimentaires de l'adulte est cependant différent. Dans l'exemple précédent le mâle se trouve en situation de conflit : il cesse d'alimenter la femelle mais continue de nourrir les jeunes. La réponse de régurgitation qui est une réponse stéréotypée se maintient.

(1) Les jeunes survivent car ils ont accumulé d'importantes réserves graisseuses. Ils quittent le nid une dizaine de jours plus tard et subviennent seuls à leur nourriture.

(2) Mlle MÜCKENSTURM (com. pers.) a noté un comportement différent à la suite de l'adoption par un Pic épeiche de deux jeunes Pics. Nourrissant ceux-ci il a manifesté la tendance à maintenir ce comportement tandis que les jeunes, s'alimentant seuls, refusaient les proies offertes.

La réceptivité des parents aux demandes de nourriture de leurs jeunes disparaît progressivement en fonction de leur évolution physiologique. Le déterminisme de ce phénomène explique que tous les intermédiaires existent en conditions naturelles. Les différences susceptibles d'être trouvées pour une espèce donnée seraient dues, selon HOLZAPFEL (1939), à l'influence des variations individuelles.

Si, expérimentalement, il est répondu aux demandes de nourriture des jeunes, ces derniers gardent un comportement identique pendant des délais bien supérieurs à la normale. Cette observation indique, qu'en nature, ils subissent les premières phases de leur émancipation mais ne les provoquent pas.

Le phénomène évolue ultérieurement. GRAMET (1968) assurant des nourrissages réguliers à des jeunes Corvidés pris au nid note que Freux et Choucas manifestent malgré tout une tendance de plus en plus grande à rechercher seuls leur nourriture bien que maintenant leur comportement de demande envers l'expérimentateur.

Des aliments en mélange leur étant offerts (à la petite cuillère) ils n'avalent plus ceux-ci aussitôt mais s'en emparent, vont les déposer à proximité et procèdent alors à un tri, consommant seulement certains d'entre eux. L'auteur pense, qu'à ce stade, il ne s'agit plus de nourrissages proprement dit, mais que le maintien de ce comportement de demande fournit aux jeunes le moyen d'exprimer leurs préférences alimentaires, préférences sans doute liées elles-mêmes à un conditionnement antérieur involontaire (1).

Chez les espèces coloniales la disparition des liens familiaux est peut-être plus précoce que chez les espèces solitaires. Les observations de GRAMET (1968) sur Corvidés laissent à penser que dans les pouponnières (*nursery*) les demandes de nourriture des jeunes sont peut-être satisfaites par tout adulte de la colonie.

L'arrêt des nourrissages adulte-jeune (et non plus parent-jeune dans ce cas) est sous la dépendance des mêmes facteurs, étudiés dans le paragraphe précédent.

La disparition du comportement de transfert de nourriture de bec à bec correspond à la disparition des comportements parentaux tels qu'ils ont été définis, même si apparemment les familles restent unies. La fréquentation d'un domaine (vital) commun, relève en effet plus d'activités sociales ou grégaires que d'activités familiales (2).

VIII. — LES COMPORTEMENTS PARENTAUX CHEZ LES ESPÈCES NIDIFUGES

Les définitions proposées pour distinguer les espèces nidicoles des espèces nidifuges reposent toutes sur les différences de comportement des poussins. Ainsi pour MAYAUD (in GRASSÉ, 1950) sont nidifuges les espèces dont les jeunes à la naissance sont capables de marcher et de suivre leurs parents, sont nidicoles tous les poussins qui restent au nid et sont nourris par leurs parents jusqu'à ce que leur taille soit presque entièrement venue. En réalité il existe un grand nombre d'espèces chez lesquelles les comportements des jeunes à la naissance présentent des caractéristiques intermédiaires. C'est pourquoi il est couramment parlé, en plus d'espèces nidicoles ou nidifuges vraies, d'espèces pseudonidicoles ou pseudonidifuges, ces termes étant, selon les auteurs, appliqués parfois aux mêmes Oiseaux.

Opérer une distinction à partir d'un stade post-éclosion sous-entend que les comportements parentaux antérieurs, et leurs déterminismes, sont identiques chez tous les Oiseaux. Une analyse

(1) GRAMET rapporte également l'observation suivante effectuée plusieurs années consécutives sur un Freux, inapte au vol, vivant en liberté ; cet oiseau adulte refuse de s'alimenter seul chaque fois qu'il se trouve en présence de jeunes Corvidés qui sont nourris à la petite cuillère.

(2) A noter cependant que chez la plupart des espèces monogames, les deux partenaires du couple restent unis.

détaillée des phénomènes révèle que, selon les espèces, diverses modalités existent mais qu'elles ne modifient pas les conclusions précédemment énoncées. Seuls quelques exemples seront donnés :

1. *Phase de nidification.*

Il semble que la construction de nids sommaires, ou l'absence totale de nid, soit plus fréquente chez les espèces nidifuges. Il est à noter que, chez ces dernières, les nids sont assez souvent non plus l'œuvre du couple, mais le résultat du travail solitaire de la femelle.

2. *Phase de ponte.*

Selon la théorie de LACK (1947, 1948) le volume moyen spécifique de ponte s'est établi évolutivement en fonction de la quantité de nourriture susceptible d'être trouvée par les parents à la période où ils ont à assurer l'élevage de leurs jeunes. Pour les nidifuges vrais, il existe également un volume moyen de ponte. Le facteur limitant semblerait être dans ce cas les possibilités de nourriture offertes par le milieu non plus aux parents mais aux jeunes. Il est donc normal que des volumes de ponte élevés puissent être notés spécialement chez les nidifuges vrais. En effet, chez les pseudonidifuges, dans un premier stade, les parents ont à rechercher eux-mêmes la subsistance pour toute la nichée. Une confirmation *a posteriori* de cette hypothèse peut être trouvée dans l'observation des élevages domestiques : par apport complémentaire de nourriture un nombre élevé de jeunes, supérieur à ce qu'il est possible de rencontrer en nature, peut être confié à un seul guide parental.

3. *Phase d'incubation.*

Les espèces nidifuges où le mâle présente un comportement tel qu'il a été défini et décrit chez les espèces nidicoles, sont rares. De plus, même chez ces dernières le rôle du mâle se limite souvent à certains aspects de ce comportement tels que la garde du nid, de la couvée, de la couveuse (Cygne). Peu avant la phase d'éclosion une modification caractéristique du comportement de la couveuse a été mise en évidence chez diverses espèces nidifuges (MAC KINNEY, in COLLIAS et COLLIAS, 1956 ; BAUEMER, 1962). Il faut rappeler que chez les nidicoles, SKUTCH (1962) a également noté une modification du comportement des couveuses en fin de période, le critère retenu étant, selon le stade d'incubation, la durée de séjour au nid de la femelle.

BAUEMER (1962), chez la Poule, attribue ce changement de comportement à la perception par la couveuse des bruits provenant des œufs embryonnés.

Cette liaison n'est pas actuellement prouvée. De plus les résultats des expériences rapportées par BAUEMER ne sont pas concluantes. En effet, les individus choisis appartiennent à une souche sélectionnée en vue d'obtenir la disparition de certains comportements (1).

Les recherches entreprises pour préciser l'origine de ces bruits (VINCE, 1964, 1966 ; DRIVER, 1965 ; MAC COSHEN *et al.*, 1967) ont mis en évidence leur nature physiologique ou mécanique. Dans la première catégorie il faut placer ceux dus aux mouvements respiratoires de l'embryon (le *clicking* des Anglo-Saxons). A ceux-ci viennent se surajouter, quelques heures après, ceux dus aux coups de bec donnés par le jeune pour percer la coquille (*pipping*). Découverts chez des espèces nidifuges, ils ont été retrouvés par les mêmes auteurs chez les espèces nidicoles étudiées ultérieurement.

Si la perception de ces bruits par le ou les parents peut aider à la modification de leur comportement en vue d'une adaptation à la situation nouvelle qui va se créer (éclosion), ce phénomène n'est pas toutefois indispensable comme le prouvent par exemple, chez des espèces nidicoles, les expériences de GOODWIN (1956), GRAMET (1968), chez des espèces nidifuges, les travaux de SCHLEIDT et MAGG (1962) ou bien encore les techniques cynégétiques d'adoption d'Oiseaux-Gibiers par des Poules couvant au préalable des œufs stériles.

(1) Les souches, dites « mauvaises couveuses » présentent à ce stade de la reproduction un taux sanguin de prolactine bien plus faible que celui des souches « bonnes couveuses ».

IX. — AU COURS DE LA PHASE D'ÉCLOSION CHEZ LES ESPÈCES NIDIFUGES

A. — *Regroupement des éclosions*

Chez les espèces nidicoles il se produit un regroupement des éclosions dans le temps, regroupement dont le rôle quant aux chances de survie d'un jeune, selon son rang d'éclosion, a été démontré (Lockie, 1955).

Un phénomène de même nature se retrouve chez les espèces pseudonidifuges tandis qu'il est beaucoup plus marqué chez les espèces où les poussins sont de vrais nidifuges. C'est pourquoi dans ce cas les auteurs anglo-saxons parlent de « synchronisation des éclosions » bien qu'en réalité celles-ci exigent tout de même un certain délai.

La nécessité d'un regroupement temporel accru est une conséquence directe du comportement d'un jeune nidifuge : dès que son duvet est sec il quitte le nid, ses besoins ultérieurs en chaleur, assurés par le parent, pouvant être satisfaits en dehors du nid. Tous les jeunes qui naissent une fois le nid déserté sont condamnés. Ce phénomène se réalise parfois en conditions naturelles. Ainsi chez les Grèbes où les deux parents s'occupent des jeunes il peut arriver qu'un des parents parte avec le premier jeune éclos, le deuxième avec le second, tandis que le reste de la couvée est abandonné (Mayaud, in Grassé, 1950).

Le déterminisme précis de ce phénomène est encore méconnu bien qu'il apparaisse actuellement que le stimulus déclencheur soit d'origine acoustique. En 1960, Faust étudiant ce problème chez un Nandou (*Rhea americana*) attribue une importance particulière aux bruits d'origine mécanique dus aux coups de bec de l'embryon contre la coquille des œufs. Lind (1961) pense, pour sa part, que la couveuse, en modifiant son comportement, joue un rôle actif (observations effectuées chez la Barge à queue noire : *Limosa limosa*).

Vince (1964) étudie le phénomène à partir de couvées naturelles menées en incubation artificielle. Les œufs sont soit groupés soit isolés acoustiquement les uns des autres. Cet auteur démontre ainsi que, seuls les œufs incubés par lots présentent une éclosion « synchronisée ».

Le stimulus déclencheur existe avant l'apparition du « pipping » et doit être rattaché aux bruits d'origine physiologique (« clicking »).

Vince en déduit que le mécanisme régulateur doit reposer sur une stimulation acoustique réciproque des embryons d'une même couvée : ceux en retard présentent, à ce stade, un développement embryonnaire accéléré et, en fin de compte, éclosent en même temps que les autres. Poursuivant ses recherches, Vince (1968) évoque la possibilité d'autres mécanismes régulateurs. Ainsi, chez le Colin de Virginie (*Colinus virginianus*) en plus d'un développement accéléré des embryons retardataires, l'auteur a mis en évidence un ralentissement du développement des embryons prêts à éclore.

Un processus semblable n'a pas été retrouvé chez une Caille japonaise (*Excalfactoria sinensis*).

Les analyses physiques de ces bruits effectués chez différentes espèces (Vince, 1966 ; Mac Coshen *et al.*, 1967) confirment qu'ils sont qualitativement de même nature mais qu'ils diffèrent entre eux quantitativement (rythme d'émission et intensité sonore). Constatant que certaines de ces espèces synchronisent leurs éclosions tandis qu'il n'y a seulement qu'un regroupement temporel chez les autres, Vince (1966) émet l'hypothèse que les espèces synchronisant leurs éclosions « ont développé des réponses spécialisées à des stimuli communs à la plupart des espèces sinon à toutes ».

B. — *Le jeune nidifuge à l'éclosion. Ses besoins*

Le jeune sortant de l'œuf a tout d'abord besoin de sécher son duvet et de se réchauffer. Sa température interne est plus faible que celle de l'adulte. De plus, il n'acquiert une thermorégulation satisfaisante qu'après quelques jours de vie. Au cours de ceux-ci il a besoin de chaleur qui, en conditions naturelles, lui est fournie par sa mère sous laquelle il se glisse à certains moments de la journée et pour la nuit.

Un jeune nidifuge n'a pas, à l'inverse d'un jeune nidicole, un besoin immédiat de nourriture disposant encore de quelques réserves vitellines.

L'aptitude à la marche est très rapide chez les nidifuges vrais tandis qu'elle peut demander plusieurs jours chez certaines autres espèces (Flamants). Il est à remarquer que cette aptitude à la marche existe chez des pseudonidifuges (Laridés) mais qu'elle ne se manifeste qu'en cas de danger. Le jeune fuit le nid puis y revient pour recevoir sa nourriture dès que le danger a disparu.

Les poussins d'Oiseaux aquatiques peuvent se révéler aptes à nager et à plonger quelques heures après leur naissance.

X. — AU COURS DE LA PHASE D'ÉLEVAGE DES JEUNES CHEZ LES ESPÈCES NIDIFUGES

A. — *Les comportements parentaux*

En général le comportement de nettoyage du nid fait défaut chez les espèces nidifuges (1). Les principaux comportements caractéristiques de cette phase sont :

— *Le comportement de séchage puis de réchauffement des jeunes.* Comme pour les espèces nidicoles il faut le distinguer, de par son déterminisme, du comportement incubateur. De plus, chez les nidifuges le comportement de réchauffement des jeunes n'est pas lié à la présence de ceux-ci dans le nid. Sa manifestation est déclenchée chez le parent par la perception de signaux sonores émis par le jeune.

— *Le comportement de nourrissage (pseudonidifuges), d'initiation à la découverte de la nourriture (nidifuges vrais).* Dans le dernier cas, il n'y a pas seulement indication de la présence de la nourriture à l'aide de signaux particuliers mais désignation précise de celle-ci : la Poule, par exemple, ramasse un grain dans son bec et le lance en direction des jeunes qui sont près d'elle.

— *Comportement de défense.* Violent et durable envers tout prédateur éventuel.

B. — *Maturation psychologique du jeune et développement de sa sociabilité*

Pour un jeune nidifuge, COLLIAS (1962) distingue, de la naissance à l'acquisition de l'indépendance totale quatre stades successifs auxquels vient se surajouter l'action continue du guide parental.

Le premier stade correspond à une prédisposition du poussin à répondre à certains stimuli-clés de nature générale simple. Le comportement de celui-ci est considéré, par COLLIAS, comme une illustration typique du principe de l'antithèse énoncé par DARWIN en 1890. L'auteur signale en outre que l'opposition des situations se traduit chez le jeune par l'émission de signaux « de contentement « ou » de détresse », signaux qui, eux mêmes, sont de structure physique opposée.

(1) Et chez quelques espèces nidicoles : Strigiformes par exemple.

Les expériences réalisées à ce stade indiquent que, pour le nouveau-né, le guide parental n'a pas une importance primordiale. Le parent se limite encore à un complexe «chaleur-contact-émissions sonores ». La réponse aux mouvements de ce « complexe » n'apparaît que plus tard mais devient rapidement prédominante.

Le second stade peut être caractérisé par cette acquisition jointe à un renforcement des réponses initiales en fonction de l'expérience sociale acquise.

Les connaissances discriminatives du jeune se développent au cours *du troisième stade* grâce à une meilleure compréhension des divers aspects du comportement des parents et des autres jeunes. L'établissement d'une hiérarchie, par ordre de piquage (*peck-order*) et son maintien en est une des illustrations les plus caractéristiques.

Le dernier stade s'achève, pour le jeune, par l'acquisition de son indépendance. Il correspond à un accroissement des tendances exploratoires de l'individu qui, isolé de plus en plus fréquemment des autres, émet beaucoup plus rarement des cris de détresse et répond moins rapidement aux cris de cohésion du groupe.

Parallèlement à cette évolution il faut remarquer que le ou les parents commencent à manifester des signes d'agressivité envers leurs jeunes et peuvent leur décocher des coups de bec lorsqu'ils sont proches. En plus des différences individuelles susceptibles d'exister entre les divers adultes d'une population donnée, TINBERGEN (1953) pense que les jeunes peuvent retarder l'apparition de cette réaction parentale en adoptant des attitudes de soumission. HINDE (1961) suggère que chez certaines espèces un autre facteur doit pouvoir jouer un rôle : l'absence dans le plumage juvénile de caractéristiques propres au plumage adulte et vis-à-vis desquelles il y a focalisation du comportement d'agressivité.

Au cours de ces autres stades, l'importance du guide parental est grande comme le prouvent les résultats des expériences comparatives faites sur jeunes nidifuges élevés en isolation ou au contraire laissés en contact avec leur (s) parents (s) (COLLIAS et COLLIAS, 1956 ; GUITON, 1959). Son rôle est démontré, par exemple, dans l'éducation du jeune pour le choix de sa nourriture (KUO, 1930 ; COLLIAS, 1952), pour la reconnaissance des prédateurs potentiels (LORENZ, 1952).

Il est important de noter que la présence du guide parental, dans le cas d'élevages interspécifiques, ne modifie pas divers comportements du jeune mettant ainsi en évidence leur nature innée. Ainsi MITCHELL (1936) cite la réaction de Canards éclos sous une Poule. Découvrant une mare ces jeunes se jettent à l'eau et coulent, leur plumage n'étant pas protégé naturellement comme cela se produit lorsqu'ils éclosent sous une Cane.

C. — *Origine des liens familiaux*

1. *Reconnaissance du ou des parents par le jeune.*

La veille de l'éclosion GOTTLIEB (1965) a mis en évidence chez la Poule et le Canard une réponse des embryons à une stimulation acoustique de la couveuse. Rien ne prouve actuellement que les embryons ne soient pas sensibles plus précocement à de telles stimulations (1) mais, quoi qu'il en soit, il ne semble pas possible, à ce stade, de parler de la première manifestation de la reconnaissance du parent par le jeune. GOTTLIEB voit dans ces échanges acoustiques de pré-éclosion une tendance future des jeunes à répondre plus particulièrement aux cris de l'espèce à laquelle appartient l'adulte qui assure la couvaison.

Aussitôt après son éclosion, le jeune est soumis à une stimulation complexe provenant du monde extérieur. LORENZ (1935) a mis en évidence que, pour une part, le comportement social ultérieur de l'individu se détermine à ce stade. Connu sous le nom d' « *imprinting* », le phénomène

(1) Dès le 12e jour d'incubation GRIEG *et al.* (1967) ont démontré une sensibilisation des embryons soumis à une stimulation acoustique de caractères physiques bien précis.

d'empreinte doit, selon cet auteur, être pris en considération dans l'étude des problèmes biologiques généraux liés à l'évolution et la spéciation des individus.

Il ne sera cependant pas analysé ici (voir les publications de LORENZ, HESS, COLLIAS) car en conditions naturelles, son intervention se traduit, pratiquement, par la possibilité qu'acquiert le jeune de développer des comportements spécifiques caractéristiques.

Les principales sources d'informations sur lesquelles s'établit cette reconnaissance jeune-parent sont d'ordres optique et acoustique comme l'ont démontré de très nombreuses expériences. La conclusion de RAMSAY (1951) en fournit un bref résumé général : « Il semble probable que chez de nombreuses espèces, à la fois parents et jeunes, acquièrent pour une large part, plutôt qu'ils n'héritent, la faculté de reconnaître les autres membres de la famille à laquelle ils appartiennent. Ils utilisent pour cela des critères de couleur, taille, forme et voix. Le critère auditif apparaît être dominant mais n'est pas le seul. » Les résultats obtenus par SCHLEIDT et MAGG (1960) sur Dindonneaux sourds illustrent cette dernière affirmation : ces poussins reconnaissent aussi bien leurs parents que des poussins normaux.

2. *Reconnaissance des jeunes entre eux.*

L'établissement très rapide et la persistance d'une hiérarchie entre poussins d'une même famille est la preuve tangible d'une reconnaissance précise entre jeunes. Elle repose sur des critères optiques et acoustiques. A l'inverse de ce qui a été décrit chez les espèces nidicoles, il ne semble pas que chez les espèces nidifuges les phénomènes compétitifs interjeunes revêtent une importance aussi grande quant aux chances de survie de chacun d'entre eux.

3. *Reconnaissance des jeunes par le ou les parents.*

La reconnaissance des jeunes par le parent n'implique pas automatiquement que ces jeunes soient nés dans le nid. Des phénomènes d'adoption sont en effet possibles chez les espèces nidifuges mais ils sont beaucoup plus difficiles à obtenir que chez les espèces nidicoles. Tous les Oiseaux, même s'étant déjà reproduits, ne semblent posséder qu'un schéma très vague d'un jeune. Après ce stade initial commun, une diversification rapide se fait jour. Elle peut, dans une certaine mesure, être prise comme un des critères permettant de distinguer les nidicoles des nidifuges ou pseudo-nidifuges car elle semble correspondre au temps de séjour du jeune au nid. Le problème a été étudié chez les nidicoles (cf. p. 108). Chez les pseudonidifuges TINBERGEN (1939), estime que l'établissement d'une reconnaissance stricte du parent vis-à-vis de ses jeunes exige un délai de 3 à 4 jours, résultats qui confirment ceux de LASHLEY (1915) et GOETHE (1937).

Chez les nidifuges vrais la substitution de jeunes par d'autres jeunes implique le respect de précautions particulières et malgré celles-ci, n'est pas toujours suivie d'adoption des jeunes même chez des espèces domestiques. Les possibilités d'échanges demeurent en général très limitées :

— *à l'espèce,* tandis que des élevages interspécifiques sont possibles ;

— *à des individus d'un phénotype très voisin* (taille couleur) ;

— *au nombre de jeunes.*

Le facteur acoustique joue, semble-t-il, un rôle particulièrement important dans l'établissement de cette reconnaissance du parent vis-à-vis de ses jeunes. SCHLEIDT et MAGG (1960) ont, par exemple, démontré que des Dindonneaux muets sont tués par leur mère. De même une Dinde sourde tuera les poussins normaux, nés sous elle. Les auteurs en concluent qu'en l'absence d'échanges sonores le parent se révèle incapable de distinguer les jeunes d'un prédateur éventuel de la nichée.

A la reconnaissance individuelle des jeunes se surajoute chez de nombreuses espèces nidifuges une intolérance vis-à-vis de tout autre jeune. Ainsi chez le Goéland argenté, *Larus argentatus,* nidifiant en colonie, un jeune qui pénètre sur le territoire d'un couple voisin est immédiatement

chassé. Un jeune poussin de Poule s'approchant d'un groupe de poussins est repoussé par ceux-ci et chassé encore plus intensément par la Poule, qui en certaines occasions peut le tuer (1).

L'information visuelle intervient également dans cette reconnaissance parent-jeune. BRÜCKNER (1933) rapporte les observations suivantes. Des Canes et des Poules, percevant des cris de détresse de jeunes de leur espèce, sans voir ces derniers, se précipitent vers eux tout en les appelant. Arrivées au contact des jeunes, les adultes, s'il ne s'agit pas de leurs propres jeunes les attaquent et peuvent même les tuer! Ceci laisse à penser que l'information acoustique présente une sémantique de valeur spécifique permettant les échanges dans un milieu où les autres moyens de signalisation animale sont souvent mis en défaut. A faible distance elle peut se trouver relayée ou étayée par ces derniers ce qui autorise une information plus complète et plus précise.

XI. — CONCLUSION RELATIVE AUX ESPÈCES NIDIFUGES

La distinction nécessaire entre espèces pseudonidifuges et nidifuges vraies n'autorise pas des conclusions aussi générales que dans le cas des espèces nidicoles. De plus, une différence supplémentaire doit également être prise en considération : les expériences sur espèces nidifuges sont effectuées soit sur des Oiseaux sauvages soit sur des animaux domestiques ou maintenus en captivité. Or, le comportement des espèces domestiques peut être altéré par une sélection consciente ou non, aussi bien que par une nourriture spéciale ou un changement de l'environnement. Les effets les plus fréquents sont de déclencher une maturité sexuelle précoce, de diminuer les tendances naturelles de ces Oiseaux (variation du comportement agonistique aussi bien du vol que du combat par exemple). Parfois même une sélection délibérée est recherchée afin de faire disparaître certains comportements parentaux dont la manifestation est susceptible de compromettre la rentabilité économique des élevages (SCOTT, 1962). Les modifications obtenues n'ont guère été analysées avec précision et faire appel à ces Oiseaux pour des études éthologiques peut prêter à critique.

Il serait cependant aberrant d'éliminer systématiquement les espèces domestiques des programmes à venir car, comme le souligne GUHL (1962), ces espèces constituent un matériel de choix pour toutes recherches ayant pour but une meilleure compréhension des mécanismes physiologiques et la découverte des stimuli-signes efficaces dans le passage d'une séquence de comportement à la suivante.

Les progrès techniques permettent d'autre part d'envisager pour un proche avenir la possibilité d'analyses comparatives effectuées aussi bien sur espèces sauvages libres que sur espèces domestiques ou espèces sauvages maintenues en captivité.

Il semble logique qu'à la lumière de ces connaissances nouvelles une meilleure compréhension des phénomènes naturels soit dès lors possible, l'hétérogénéité actuelle des résultats devant être plus une conséquence directe du manque de connaissances précises en ce domaine que la traduction exacte de la réalité éthologique.

XII. — CONCLUSION GÉNÉRALE

Chez tous les Oiseaux, nidicoles ou nidifuges, l'analyse des comportements parentaux peut être conduite en fonction des stades successifs au cours desquels ils apparaissent : nidification, ponte, couvaison, éclosion, soins aux jeunes. La très grande diversification du monde aviaire rend

(1) Quelques cas de couvaison et d'élevage en commun sont connus chez la Dinde et la Pintade. Chez les Anatidés MAYAUD in GRASSÉ (1950) cite des exemples de groupements interfamiliaux au cours de l'élevage des jeunes. Un parasitisme régulier existe également chez certains Anatidés américains (WELLER, 1959).

difficile, sinon impossible, toute classification en raison du nombre toujours élevé d'exceptions, tout au moins dans l'état actuel de nos connaissances. Même la classification classique « nidicoles, nidifuges », peut être discutée. L'analyse des phénomènes tentée dans ce travail laisse à penser que, dans bien des cas, il s'agit plus d'une discussion de terminologie que d'une réelle différence éthologique. En réalité, les divers phénomènes observés ne sont-ils pas simplement des modalités d'un phénomène général commun, les racines du comportement parental, au sens large du terme, étant identique chez tous les Oiseaux?

La différence nidicole-nidifuge repose sur le comportement du poussin à la naissance et dans les jours qui suivent. Tous les intermédiaires existent. D'autre part, le déterminisme des comportements parentaux n'est compréhensible que s'il est tenu compte de toutes les interactions qui se créent au sein de la famille. Abordé sous cet angle, quels facteurs principaux distinguent un jeune nidicole d'un jeune nidifuge?

Le jeune nidicole est incapable de se nourrir seul, de se déplacer. Il demeure, pendant des délais variables selon l'espèce, sous la complète dépendance de ses parents dont il sollicite les réponses appropriées par des stimulations particulières, de sémantique précise, mais non toujours spécifiques. Sa survie pourra être assurée s'il demeure dans le nid au cours d'une première phase de sa vie, le nid étant le seul lieu où les adultes présentent des comportements parentaux vis-à-vis de leurs jeunes. Dans un second stade, qui s'achève par l'émancipation du jeune, les liens parents-jeunes s'établissent sur d'autres critères essentiellement d'ordre acoustique et optique.

Le jeune nidifuge possède à la naissance des réserves vitellines qui lui permettent de survivre sans être alimenté jusqu'au moment où il sera apte à découvrir lui-même sa nourriture. Pour les parents le jeune devient très rapidement une source de stimulation mobile qui se déplace dans un milieu hétérogène. Mais le jeune a encore besoin de se retrouver près d'un de ses parents ou sous lui plusieurs fois au cours de la journée et durant la nuit. La nécessité de regroupements fréquents implique la création de signaux particuliers susceptibles d'être intégrés à la fois par les parents et par le jeune. Pratiquement, ceci explique la maturation psychologique précoce du jeune nidifuge (par rapport au jeune nidicole) et l'importance immédiate qu'acquièrent les phénomènes optiques et acoustiques chez ces espèces.

Une comparaison nidicole-nidifuge à partir des critères : maturation psychologique et maturation physique du jeune semble possible et ne constitue, en réalité, qu'une extension de la conclusion de Lorenz (1931) relative aux différentes espèces de Corvidés : la maturation psychologique d'un jeune est une caractéristique spécifique. Pour être valable, une comparaison interspécifique doit être effectuée à des stades de développement équivalents et non reposer sur un critère d'âge. Ainsi doit-elle, dans une certaine mesure, pouvoir être appliquée à l'ensemble des espèces aviaires.

En pratique, des facteurs d'origines diverses peuvent occasionnellement masquer le phénomène si toutes les précautions expérimentales nécessaires ne sont pas prises en considération : les travaux de Lehrman mettent en évidence, par exemple, que le comportement des parents et donc indirectement le devenir des jeunes, peut être influencé par leurs expériences antérieures.

L'étude des mécanismes physiologiques déclencheurs ou inhibiteurs d'un comportement parental donné complète et peut expliciter les renseignements recueillis par observation directe des Oiseaux. Mais, bien que complémentaires, ces deux voies d'approche ne suffisent pas à elles seules. Une pleine compréhension de l'organisation et des causalités des phénomènes parentaux ne peut être obtenue, comme l'indique Collias (1950), que par une analyse rigoureuse de leur ontogénie.

Reçu pour publication en septembre 1969.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AMANTEA G., 1928. Sul ritmo di ovulazione normale nella *Columba domestica* e su un espediente atta ad accelerarlo. *Boll. Soc. ital. Bio. Sperim.*, **3**, 117-119.

BAERENDS G. P., 1959. The ethological analysis of incubation behaviour. *Ibis* (*G. B.*), **101**, 337-353.

BAEUMER E., 1962. Lebensart des Haushuhnes, dritter Teil über seine Laute und allgemeine Ergänzungen *Z. Tierpsychol.*, **19**, 394-416.

BLANCHARD B. D., 1941. The white crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys*) of the Pacific sea board : environment and annual cycle. *Univ. Calif., Publ. Zool.*, **46**, 1-178.

BRÜCKNER G. H., 1933. Untersuchungen zur Tiersociozoologie inbesonder zur Auflösung der Familie. *Z. Psychol.*, **128**, 1-105.

BÜRROWS W. H., BYERLY T. C., 1938. The effect of certain groups of environmental factors upon the expression of broodiness. *Poultry Sci.*, **17**, 324-330.

CHANCE E. P., 1922. *The Cuckoo's Secret.* Sedgwicket Jackson ed., London, 239 p.

CHANCE E. P., 1940. *The Truth about the Cuckoo.* London.

COLLIAS N. E., 1946. Some experiments on broody behavior in fowl and pigeon. *Anat. Rec.*, **96**, 572.

COLLIAS N. E., 1950. Hormones and behavior with special reference to birds and the mechanism of hormone action. In : GORDON E. S., ed., *A Symposium on Steroid Hormones*, 277-392, Wisconsin Univ. Press.

COLLIAS N. E., 1950. The socialization of chicks. *Anat. Rec.*, **108**, 553.

COLLIAS N. E., 1952. The development of social behavior in birds. *Auk*, **69**, 127-159.

COLLIAS N. E., 1962. Social development in birds and mammals. In : BLISS E. L., ed., *Roots of behavior*, 264-273, N. Y.

COLLIAS N. E., COLLIAS E. C., 1956. Some mechanisms of family integration in ducks. *Auk*, **73**, 378-400.

DARWIN C., 1890. *The expression of the Emotions in Man and Animal* (2nd ed.) Murray J., ed., London.

DAVIS D. E., 1955. Breeding biology of birds. In : WOLFSON ed., *Recent Studies in avian biology*, Univ. of Illinois (Urbana), 479 p.

DAVIS D. E., 1958. Relation of « clutch size » to number of ova ovulated by Starlings. *Auk*, **74**, 60-66

DISNEY H. J., MARSCHALL A. J., 1956. A contribution to the breeding biology of the weaver finch *Quelea quelea* (*Linnaeus*) in East Africa. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **127**, 379-387.

DRIVER P. M., 1965. « Clicking » in the egg-young of nidifugous birds. *Nature, Lond.*, **206**, 315.

EISNER E., 1960. The relationship of hormones to the reproductive behaviour of birds, referring especially to parental behaviour : a review. *Anim. Behav.*, **8**, 155-179.

EMLEN J. T., jr., 1941. An experimental analysis of the breeding cycle of the Tricolored Redwing. *Condor*, **43**, 209-219.

EMLEN J. T. jr., 1955. The study of behavior in birds. In : WOLFSON ed., *Recent Studies in avian Biology*, Univ. of Illinois (Urbana,) 479 p.

GOETHE F., 1937. Beobachtungen and Untersuchungen zur Biologie der Silbermöwe (*Larus a. argentatus* PONTOPP) auf der Vogelinsel Memmertsand. *J. Ornithol.*, **85**, 1-119.

GŒTHE V. F., 1955. Beobachtungen bei der Aufzucht juger Silbermowen. *Z. Tierpsychol.*, **12**, 402-433.

GOODWIN D., 1956. Further observations on the behaviour of the Jay, *Garrulus glandarius. Ibis*, **89**, 186-219.

GOTTLIEB G., 1965. Prenatal auditory sensitivity in chickens and ducks. *Science*, **147**, 1596-1598.

GOTTLIEB G., 1966. Species identification by avian neonates : contributory effect of perinatal auditory stimulation. *Anim. Behaviour*, **14**, 282-290.

GRAMET Ph., 1956. Étude du phonocomportement d'un couple de Freux (*Corvus frugilegus* L.) lors du nourrissage de la femelle pendant la couvaison et des jeunes après l'éclosion. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **81**, 126-131.

GRAMET Ph., 1968. *Contribution à l'étude des comportements parentaux chez quelques Corvidés pendant la période de reproduction.* Thèse de Doctorat, Univ. Rennes (non publié).

GRASSÉ P. P., 1950. *Traité de Zoologie.* Tome XV. *Oiseaux.* Masson et C^ie^ éd., Paris, 1164 p.

GRIER J. B., COUNTER S. A., SHEARER W. M., 1967. Prenatal auditory imprinting in chickens. *Science*, **155**, 1692-1693.

GUHL A. M., 1962. The behaviour of Chickens. In : HAFEZ E. S. E., ed., *The behaviour of domestic animals*, 491-530, Baillère, Tindall et Cox, London.

GUITON P., 1959. Socialization and imprinting in *Brown Leghorn* chicks. *Anim. Behav.*, **7**, 26-34.

GURR L., 1954. A study of the Blackbird (*Turdus merula*), in New Zealand. *Ibis*, **96**, 225-261.

HANN H. W., 1931. The cowbird at the nest. *Wilson Bull.*, **53**, 211-221.

HANZLIK P. J., 1929. A new method of estimating the potency of digitalis : pigeon emesis. *J. Pharmacol. exper. Ther.*, **35**, 363-391.

HEINROTH O., HEINROTH M., 1928. *Die Vögel Mitteleuropas*, Berlin.

HESS E. H., 1962. Imprinting and the « critical period » concept. In : BLISS E. L., ed., *Roots of behavior*, 254-263, N. Y.

HINDE R. A., 1958. The nest building behaviour of domesticated canaries. *Proc. Zool. Soc. London*, **131**, 1-48.

HINDE R. A., 1961. Behavior : In : MARSCHALL A. J., ed., *Biology and Comparative Physiology of Birds*, Vol. 2 ; 373-411. New York Academic Press, N. Y.

HOLZAPFEL M., 1939. Analyse des Sperrens und Pickens in der Entwicklung des Stars. *J. Ornithol.*, **87**, 525-553.

HOWARD H. E., 1940. *The Waterhen's world.* Cambridge Univ. Press, 101 p.

HULL C. L., 1943. *Principles of behavior.* Appleton. Century. Crofts, N. Y.

JEANNOUTOT D. W., ADAMS J. L., 1961. Progesterone versus treatment by high intensity sound as methods of controling broodiness in broad breasted bronze turkeys. *Poultry Sci.*, **40**, 517-521.

KENDEIGH S. C., 1952. Parental care and its evolution in birds. *Ill. Biol. Monogr.*, **22**, 1-356.

KOBAYASHI H., 1953. Studies on molting in the pigeon. IV. Molting in relation to reproductive activity. *Jap. J. Zool.*, **11**, 11-20.

KORTLANDT A., 1940. Eine Übersicht der angeborenen Verhaltungsweisen des Mitteleuropäischen Kormorans (*Phalacrocorax carbo sinensis*), ihre Funktion, ontogenetische Entwicklung und phylogenetische Herkunft. *Arch. néerl. Zool.*, **4**, 401-442.

KUO Z. Y., 1930. The genesis of the cat's response to mice. *J. Comp. Psychol.*, **11**, 1-30.

LABITTE A., 1932. Les pontes de remplacement. *O. R. F. O.*, **2**, 623-632.

LACK D., 1947. The significance of clutch size. *Ibis*, **89**, 302-352.

LACK D., 1948. The significance of clutch size. *Ibis*, **90**, 25-45.

LASLHEY K. S., 1915. Notes on the nesting activities of noddy and soody sterns. *Carnegie Inst. Washington Publ. 211 Papers. Dept. Marine Biol.*, **7**, 61-83.

LEES J., 1949. Weight of robins. Part. 1. Nestlings. *Ibis*, **91**, 79-88.

LEHRMAN S. D., 1955. The physiological basis of parental feeding behavior in the Ring Dove (*Streptopelia risoria*). *Behavior*, **7**, 241-286.

LEHRMAN D. S., 1956. On the organization of maternal behaviour and the problem of instinct. In : *L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme.* Masson et C^ie^, Paris.

LEHRMAN D. S., 1958. Induction of broodiness by participation in courtship and nest building in the Ring Dove (*Streptopelia risoria*). *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **51**, 32-36.

LEHRMAN D. S., 1958. Effect of female sex hormones on incubation behavior in the Ring Dove (*Streptopelia risoria*). *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **51**, 142-145.

LEHRMAN D. S., 1959. Hormonal responses to external stimuli in birds. *Ibis*, **101**, 478-496.

LEHRMAN D. S., 1962. Interaction of hormonal and experiental influences on development of behavior. In : BLISS E. L., ed., *Roots of Behavior*, 142-156, Hoeber, N. Y.

LEHRMAN D. S., BRODY P. N., WORTIS R. P., 1961. The presence of the mate and of nesting material as stimuli for the development of incubation behavior and for gonadotropin secretion in the Ring Dove (*Streptopelia risoria*). *Endocrinology*, **68**, 507-516.

LEHRMAN D. S., BRODY P. N., 1964. Effect of prolactin on established incubation behavior in the Ring Dove. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **57**, 161-165.

LEHRMAN D. S., WORTIS R. P., 1960. Previous breeding experience and hormone induced incubation behavior in the Ring Dove. *Science*, **132**, 1667-1668.

LEHRMAN D. S., WORTIS R. P., 1967. Feeding experience and breeding efficiency in the Ring Dove. *Anim. Behav.*, **15**, 223-228.

LIND H., 1961. Studies on the behavior of the black-tailed godwit (*Limosa limosa*). *Meddelelse. fra Naturfredningsradets Reservatudvalgue.* Copenhague : Munksgaard.

LOCKIE J. D., 1955. The breeding and feeding of Jackdaws and Rooks with notes on Carrion crows and other Corvidae. *Ibis*, **97**, 341-369.

LORENZ K., 1931. Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden. *J. Ornithol.*, **79**, 67-127.

LORENZ K., 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *J. Ornithol.*, **83**, 137-214 ; 289-413.

LORENZ K., 1937. The companion in the bird's world. *Auk*, **54**, 245-273.

LORENZ K., 1938. A contribution to the comparative sociology of colonial nesting birds. *Proc. 8th int. Orn. Cong.* Oxford 1934, 207-218.

LORENZ K., 1952. *King Solomon's Ring*, Methem ed., London.

MACCOSHEN J. A., THOMPSON R. P., 1968. A study of clicking and its source in some avian species. *Canad. J. Zool.*, **46**, 169-172.

MACCOSHEN J. A., THOMPSON R. P., 1968. A study of the effect of egg separation on hatching time and the source of clicking sounds in the embryo of the domestic chicken. *Canad. J. Zool.*, **46**, 243-248.

MARSHALL A. K. 1959. Internal and environmental control of breeding. *Ibis*, **101**, 456-478.

MARSHALL A. J., 1961. *Biology and Comparative Physiology of Birds*, Vol. II, Academic Press, N. Y. and London, 478 p.

MARSHALL A. J., COOMBS C. J. F., 1957. The interaction of environmental, internal and behavioural factors in the Rook, *Corvus frugilegus Linnaeus*. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **128**, 545-589.

MAYAUD N., 1950. Biologie de la reproduction. In : GRASSÉ P. P., *Traité de Zoologie*, Tome XV, 1164 p. *Les Oiseaux*, Masson et C^ie^ ed., Paris.

MAZENOT G., 1938. Observations et expériences sur les mœurs de la Corneille noire (*Corvus corone* L.) et de la Pie (*Pica caudata* L.) à l'époque de la reproduction. *O. R. F. O.*, **8**, 508-511.

MITCHELL H., 1936. *Raising Game Birds*. The Penn. Publ. Co.

MITCHELL W. W., 1870. On the effect of opium and its derivative alkaloids. *Amer. J. med. Sci.*, **59**, 17-33.

NEFF J. A., 1937. Nesting distribution of the Tricolored Redwing. *Condor*, **39**, 61-81.

NICE M. M., 1949. The laying rhythm of cowbirds. *Wilson Bull.*, **61**, 231-234.

OWEN D. F., 1959. The breeding season and clutch-size of the rook, *Corvus frugilegus*. *Ibis*, **101**, 235-239.

PALUDAN K., 1951. Contribution to the breeding biology of *Larus argentatus* and *Larus fuscus*. *Vidensk. Medd. Dansk. Naturn. Foren*, **14**, 1-128.

PATEL M. D., 1936. The physiology of the formation of « pigeon's milk ». *Physiol. Zool.*, **9**, 129-152.

POTH G., 1912. *Versuche über die Wirkung des Opiums und einiger Opiumalkaloide auf Hausgeflügel*. Dissertation. Leipzig.

POULSEN H., 1953. A study of incubation responses and some other behaviour patterns in birds. *Vidensk. Medd. Dansk. Naturn. Foren.*, **15**, 1-131.

RAMSAY A. O., 1951. Familial recognition in domestic birds. *Auk*, **68**, 1-16.

RAMSAY A. O., 1953. Variations in the development of broodiness in fowl. *Behaviour*, **5**, 51-57.

RICHTER C. P., 1927. Animal behavior and internal drives. *Quart. Rev. Biol.*, **2**, 307-343.

SAEKI Y., TANABE Y., 1955. Changes in prolactin content of fowl pituitary during broody periods and some experiments on the induction of broodiness. *Poultry Sci.*, **34**, 909-919.

SCHLEIDT A. M., SCHLEIDT M., MAGG M., 1960. Störung der Mutter-Kinder-Beziehung bei Truthühnern durch Gehörverhust. *Behaviour*, **16**, 254-260.

SCOTT J. P., 1962. Introduction to animal behaviour. In : HAFEZ E. S. E., ed., *The behaviour of domestic animals*, 3-20, Baillère, Tindall et Cox, London.

SEUBERT J. L., 1952. Observations on the renesting behaviour of the Ring-necked Pheasant. *Trans. N. Amer. Wildlife Conf.*, **17**, 305-329.

SHOEMAKER H. H., 1939. Effect of testosterone propionate on behaviour of the female canary. *Proc. Soc. exper. Biol. and Med.*, **41**, 299-302.

SKUTCH A. F., 1952. On the hour of laying and hatching of birds'eggs. *Ibis*, **94**, 49-61.

SKUTCH A. F., 1953. How the male bird discovers the nestlings. *Ibis*, **95**, 1-37 et 505-542.

SKUTCH A. F., 1962. The constancy of incubation. *Wilson Bull.*, **74**, 115-152.

SOWLS L., 1949. A preliminary report on renesting in waterfowl. *Trans. N. Amer. Wildlife Conf.*, **14**, 260-274.

TINBERGEN N., 1936. The function of sexual fighting in birds and problem of the origin of territory. *Bird Banding*, **7**, 1-8.

TINBERGEN N., 1939. On the analysis of social organization among vertebrates, with special reference to birds. *Amer. midl. Nat.*, **21**, 210-234.

TINBERGEN N., 1948. Social releasers and the experimental method required for their study. *Wilson Bull.*, **60**, 6-52.

TINBERGEN N., 1953. *Social behaviour in animals*. London 150 p.

TINBERGEN N., 1953. Specialists in nest building. *Country Life*, **113**, 270-271.

TINBERGEN N., 1953. (reprinted 1960). *The herring gull's world*, COLLINS St. Jame's place ed., London, 255 p.

TINBERGEN N., PERDECK A. C., 1950. On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched herring gull chick. *Behaviour*, **3**, 1-38.

VINCE M. A., 1964. Synchronization of hatching in american bobwhite quail (*Colinus virginianus*). *Nature, Lond.*, **203**, 1192-1193.

VINCE M. A., 1964. Social facilitation of hatching in the bobwhite quail. *Anim. Behav.*, **12**, 531-534.

VINCE M. A., 1966. Potential stimulation produced by avian embryos. *Anim. Behav.*, **14**, 34-40.

VINCE M. A., 1966. Artificial acceleration of hatching in quail embryos. *Anim. Behav.*, **14**, 389-394.

VINCE M. A., 1968. Retardation as a factor in the synchronization of hatching. *Anim. Behav.*, **11**, 332-335.

WEIDMANN U., 1956. Observations and experiments on egg laying in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus*). *Brit. J. Anim. Behav.*, **4**, 150-161.

WELLER M. W., 1959. Parasitic egg laying in the redhead (*Aythya americana*) and other north american *Anatidae*. *Ecol. Monogr.*, **29**, 333-365.

WHITMAN C. O., 1919. The behavior of pigeons. *Publ. Carnegie Institution of Wash.*, **257**, 1-161.

ZELHUISEN H., 1895. Beiträge zur Lehre der Immunität und Idiosynkrasie. I. Ueber den Einfluss der Körpertemperatur auf die Wirkung einiger Gifte an Tauben. *Arch. exper. Pathol. Pharmakol.*, **35**, 181-212 ; 375-400.

ZIMMERMANN D., 1951. Zur Brutbiologie der Dohle, *Coloeus monedula* L. *Ornith. Beob.*, **48**, 73-111.

Ann. Zool. Écol. anim., 1970, **2** (1), 121-153.

MISE AU POINT BIBLIOGRAPHIQUE

LE RÉGIME ALIMENTAIRE DE LA PERDRIX GRISE D'APRÈS LES CONTENUS DES JABOTS ET DES ESTOMACS

M. BIRKAN

Laboratoire des Petits Vertébrés,
Centre national de Recherches zootechniques, 78 - Jouy-en-Josas
Institut national de la Recherche agronomique

INTRODUCTION

L'opinion la plus couramment répandue est que l'on ne connaît que peu de choses sur le régime alimentaire de la Perdrix grise. En réalité, il existe maintes publications sur ce sujet en de nombreux pays (de l'Union Soviétique aux États-Unis et au Canada en passant par l'Europe). En Europe, des études ont été faites en Grande-Bretagne, en Allemagne, en Finlande, au Danemark, en Hongrie et en Yougoslavie. En France, il nous faut citer l'excellente analyse faite par LEBEURIER (1958) des contenus de jabot-estomacs de Perdrix en Bretagne.

Cependant il n'existe pas actuellement de synthèse récente sur ce sujet. En langue française, on trouve la remarquable publication de PENOT (1956) qui résume nos connaissances sur la Perdrix grise, mais qui ne donne sur le régime alimentaire qu'une traduction tirée du « Handbook of british birds », lui-même puisant à une seule source (CAMPBELL, 1936). BUBENIK, auteur tchèque, a publié en langue allemande un livre traitant des fondements de l'alimentation des animaux de chasse. Son travail, qui date de 1959, fait appel à trois sources seulement mais offre d'intéressantes remarques sur les relations entre la nourriture de la Perdrix et son activité physiologique au cours du cycle annuel (accouplement, ponte, mue).

Toutes les études sur le régime alimentaire utilisent la méthode d'analyse des contenus dits « stomacaux », et il nous a paru utile de commencer par une critique de cette méthode.

Il est apparu qu'il fallait faire une double distinction : d'une part entre le régime du poussin et celui du jeune et de l'adulte ; d'autre part entre le régime à une période de l'année et son évolution au cours de l'année.

Enfin, cherchant à effectuer des comparaisons entre les données de divers auteurs, nous nous sommes attachés à fournir les résultats (volumes ou fréquences de divers aliments ingérés) sous forme de pourcentages, avec quelques références aux données brutes.

LES MÉTHODES D'ÉTUDE

Les renseignements collectés concernent uniquement le régime alimentaire des Perdrix grises *dans la nature*, déduit de *l'analyse des contenus de jabots et d'estomacs*. Nous ne ferons allusion qu'occasionnellement aux expériences sur la préférence alimentaire faites avec des perdrix en volière. Disons tout de suite que celles-ci pèchent par le trop petit nombre d'individus mis en expérimentation.

La critique de la méthode dite « d'analyse des contenus stomacaux », porte sur quatre points essentiels : la valeur des renseignements ainsi obtenus ; l'échantillonnage ; la technique d'analyse et enfin l'expression des résultats.

1. *Valeur des renseignements obtenus*

La question qui se pose est celle-ci : peut-on réellement prétendre connaître le régime alimentaire par cette méthode ?

En effet la nourriture trouvée dans les jabots et les estomacs ne reflète pas exactement le régime, c'est-à-dire la totalité de la nourriture effectivement prélevée par la Perdrix dans la nature. Il y a une variation dans la digestibilité et les temps de séjour des aliments dans le tube digestif, et comme le dit COLLINGE (1924-27), on n'analyse plus que « les reliques des repas » dont il manque l'essentiel.

En particulier une partie de la nourriture (l'eau et certaines fractions molles de nourriture) est conduite directement par l'œsophage dans le gésier sans être stockée dans le jabot (IHNEN, 1927, cité par WESTERSKOV, 1966, chez les volailles ; BUBENIK, 1959, chez les Oiseaux en général).

D'autre part de telles analyses ne préjugent pas des éléments assimilables de la nourriture. Seules des études de nutrition, avec en particulier des analyses de fèces, pourraient nous renseigner là-dessus. Certaines graines, notamment, se retrouvent dans les fèces sans avoir perdu pour autant leur pouvoir germinatif (HAMMER *et al.*, 1955).

2. *Échantillonnage*

Les critiques suivantes (tirées, pour l'essentiel de FORD, CHITTY et MIDDLETON, 1938) ont trait aux erreurs qui peuvent être faites sur le choix des échantillons d'oiseaux.

1° *L'origine spatiale des oiseaux* est importante. Suivant la nourriture disponible, le régime en sera affecté. Ainsi si les échantillons d'oiseaux sont uniquement issus des régions à cultures fourragères (cadavres recueillis au moment des fauchaisons) on instaure une sélection. Cette question est particulièrement importante quand on veut comparer un auteur à un autre.

2° *L'heure à laquelle les perdrix ont été tuées* joue aussi un rôle important dans la mesure où jabots et estomacs sont plus ou moins vides. Il y a un rythme nycthéméral de prise de nourriture. WESTERSKOV (1966) le décrit ainsi en hiver : « la prise de nourriture, plus intense entre 14 heures et 17 heures que le matin, se poursuit jusqu'à la tombée de la nuit ; à ce moment-là le gésier et le jabot sont pleins ; la digestion a lieu pendant la nuit et le jabot est à nouveau vide le matin. » Les résultats des autres auteurs diffèrent seulement sur les pics d'activité (le matin et le soir pour JENKINS, Angleterre, 1961 ; entre 15 heures et le crépuscule pour PULLIAINEN, Finlande, 1965). Nous ne nous étendrons pas sur ce point.

3° *Enfin on peut attribuer à un aliment une valeur qu'il n'a pas réellement.* En effet « si une source particulière de nourriture est localisée et ne nécessite pas de recherche, il est probable que le jabot s'en trouve rempli d'une quantité plus grande que celle qu'on trouverait dans le cas d'une recherche de nourriture au hasard » (FORD *et al.*, 1938).

3. *Techniques d'analyses*

Nous n'entrerons pas dans les détails de la technique de prélèvement et d'analyse décrite par chaque auteur. Rappelons seulement que, suivant la précocité de la fixation des contenus, on obtient un échantillon plus ou moins complet, les aliments subissant une autolyse plus ou moins poussée (KOERSVELD, 1951) (voir aussi pour plus de détails DAVISON, 1940). Signalons en outre, qu'il existe une assez grande confusion en ce qui concerne les désignations des parties du tube digestif (ou tractus) analysées. En allant du plus simple au plus compliqué on parle de contenus :

— de jabots (crop contents, FORD *et al.*, 1938 ; PULLIAINEN, 1965 ; HAMMER *et al.*, 1955) ;

— stomacaux (stomach contents, VERTSE *et al.*, 1955 ; YEATTER, 1934) ;

— de jabot et d'estomac (LEBEURIER, 1958 ; Kropf-und Mageninhalte, JANDA, 1959) ;

— de jabot et de gésier (crop and gizzard, WESTERSKOV, 1966 ; KELSO, 1932) ;

— de la partie supérieure du tractus digestif : œsophage, jabot, proventricule et gésier (CAMPBELL, 1936-37) ;

— de tout le tractus digestif depuis l'œsophage jusqu'au rectum inclus (COLLINGE, 1924-27).

Devant cette diversité A. CHAPPELLIER (1940) a proposé une liste des noms des 10 régions du tractus intestinal avec leurs équivalents en langue étrangère (fig. 1). Quel que soit le terme choisi il semble que les auteurs aient analysé à chaque fois (sauf indication explicite) l'ensemble

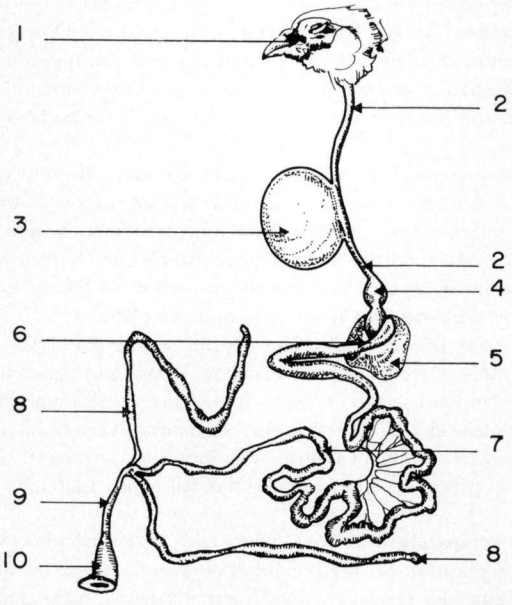


FIG. 1. — *Tube digestif d'un Faisan* (d'après BUBENIK) *Régions du tractus intestinal proposées par* A. CHAPELLIER (1940) *avec quelques modifications, en français, allemand, anglais, espagnol et italien*

1. La bouche, die Mundhöhle, mouth, la boca, la bocca.
2. L'œsophage, die Speiseröhre, esophagus, il esofago, il esofago.
3. Le jabot, der Kropf, crop, il papo, il gozzo.
4. L'estomac ou l'estomac glandulaire, ou ventricule succenturié, der Magen ou der Drüsenmagen, stomach, il estomago, il stomaco.
5. Le gésier ou l'estomac musculaire, der Muskelmagen, gizzard, il buche, il ventriglio.
6. L'estomac pylorique, der Nebenmagen, pyloric (?), el pilorico (?), il pilorico (?).
7. L'intestin grêle, der Dünndarm, small intestine.
8. Les cæcums, die Blinddärme, ceca, ciego (adj.), cieco (adj.).
9. Le gros intestin, der Dickdarm, large intestine, représenté ici par le rectum, der Enddarm, rectum, el colon, il retto.
10. Le cloaque, die Kloake, cloaca, la cloaca, la cloaca.

constitué par le jabot et les deux estomacs (ventricule succenturié et gésier). Il n'en reste pas moins vrai qu'il peut subsister un doute sur la signification réelle du terme « contenu de jabot » ou « contenu stomacal ».

4. *Expression des résultats*

Si les auteurs désignent la même chose par des noms différents, ils expriment aussi leurs résultats de façons variées. Pour clarifier l'exposé, nous supposerons d'abord que nous sommes en présence d'un ensemble de jabots et estomacs (ou de perdrix) dont nous analysons l'ensemble de la nourriture prise globalement (et non individuellement perdrix par perdrix).

On commence par séparer cette nourriture en grandes catégories (par exemple : insectes, graines de mauvaises herbes, grains, etc.). Puis pour chaque catégorie on cherche à établir une classification entre les différentes espèces (de graines de mauvaises herbes par exemple) en présence.

Pour ce faire on peut utiliser trois indices : l'abondance, le volume et la fréquence.

Si telle espèce (par exemple la Renouée des Oiseaux dans la catégorie des graines de mauvaises herbes) est représentée par le nombre de ses éléments (graines) on est en présence de son abondance. Cet indice est généralement rejeté à cause de son imprécision (Collinge, 1924, p. 26) et on lui préfère celui du volume (ou du poids) occupé par l'ensemble des éléments d'une espèce.

Cependant Ford *et al.* (1938) font remarquer que cet indice n'est pas sûr. Ils préconisent de présenter, en même temps que les valeurs en volume, les *fréquences de consommation* d'un aliment, c'est-à-dire le nombre de perdrix chez lesquelles on l'a trouvé. En effet on peut avoir, par exemple, une mauvaise herbe occupant un grand volume (soit par le grand nombre de graines, soit par les grandes dimensions de chaque graine) mais prélevée peu fréquemment (mangée par un petit nombre de perdrix), d'une part ; et d'autre part une mauvaise herbe à faible volume mais à grande fréquence.

Par ailleurs, il faut souligner que, dans l'estomac, les aliments sont en partie digérés, et que cette digestion est plus ou moins avancée *d'une perdrix à une autre*. Autrement dit, la valeur en volume ou en poids du reliquat alimentaire collecté dans l'estomac variera, alors que ces reliquats peuvent provenir d'une même quantité de nourriture ingérée par chacune des perdrix considérées. Cet argument plaide en faveur de l'examen unique du jabot, où les aliments n'ont pas encore été soumis à la digestion ; et seulement du jabot alors qu'il est plein.

Il est bien évident que tout ceci doit être exprimé en pourcentages de façon à établir des comparaisons. Notons qu'il existe deux méthodes pour établir ces pourcentages : l'une consiste à calculer le pourcentage (en volume par exemple) d'une catégorie de nourriture dans chaque jabot et chaque estomac ; l'autre est basée sur le calcul du pourcentage d'une catégorie de nourriture à partir de la nourriture totale de l'ensemble des jabots et estomacs. Cette dernière méthode donne des résultats plus précis et plus corrects (Martin *et al.*, 1946 ; Bump *et al.*, 1947 p. 707 ; Birkan, 1965, p. 25).

Afin d'établir des comparaisons entre auteurs, nous avons calculé nous-même certains pourcentages, mais cela n'a pas toujours été possible faute de données. De plus, une autre difficulté surgit : quand on compare des résultats *cumulés* sur plusieurs années (ou sur plusieurs saisons) avec des résultats *non cumulés*, on omet de tenir compte des variations annuelles qui peuvent être masquées.

LE RÉGIME ALIMENTAIRE DU POUSSIN ET DU JEUNE

Dans l'étude du régime alimentaire de la Perdrix grise il convient de distinguer le poussin, le jeune et l'adulte.

Cette distinction poussin/jeune/adulte peut se faire d'après les caractères du plumage. Nous proposons les définitions suivantes :

— On appelle *poussin* l'oiseau depuis sa naissance jusqu'à la fin de l'acquisition complète du premier plumage (plumage juvénile), celui-ci étant caractérisé par la fin de la croissance de la première rémige primaire (RI) ce qui survient vers 62 jours (ou 9 semaines, ou un peu plus de 2 mois).

— On appelle *jeune* l'oiseau entre l'âge de 9 semaines et le moment où il a acquis son deuxième plumage (premier plumage annuel d'adulte) caractérisé par la fin de la croissance de la 3e rémige primaire, soit vers 116 jours ou 4 mois.

— On appelle *adulte* l'oiseau ayant plus de 4 mois (ce qui correspond aussi à un oiseau ayant terminé sa croissance pondérale).

Mais en *pratique* on parle déjà de jeune à partir de 5 semaines (oiseau paraissant complètement emplumé par rapport au poussin qui possède du duvet), et même à partir de 13 jours (oiseau encore en duvet mais avec des plumes aux ailes, ce qui lui permet d'effectuer son premier vol, « perdreau volant » de BUREAU).

Il y a peu d'études sur le régime alimentaire du poussin et du jeune pour la raison évidente de la difficulté d'obtention des cadavres. Les deux principales sont celles de FORD *et al.* (1938) en Angleterre et de JANDA (1959) en Tchécoslovaquie. Il nous faut distinguer deux aspects : la variation du rapport nourriture animale/nourriture végétale en fonction de l'âge, et l'analyse de la nourriture animale.

I. — RAPPORT EN VOLUME NOURRITURE ANIMALE / NOURRITURE VÉGÉTALE EN FONCTION DE L'AGE

Les figures 2 et 3 montrent les variations relatives des volumes (exprimés en pourcentages) de nourriture animale et de nourriture végétale en fonction de l'âge.

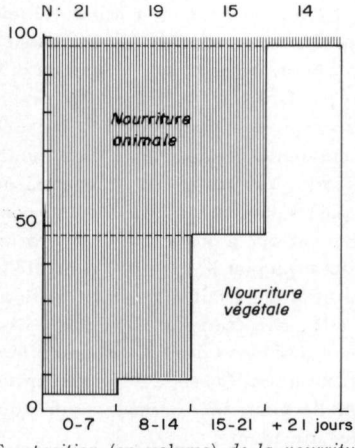


FIG. 2. — *Composition* (en volume) *de la nourriture du poussin en fonction de son âge* (FORD *et al.*, 1938)
N = nombre de perdrix

Sur les deux graphiques le pourcentage de nourriture végétale, de l'ordre de 10 p. 100 les deux premières semaines, augmente par la suite. Sur la figure 2 il atteint 50 p. 100 la troisième semaine et 97 p. 100 au-delà. Notons que chez l'adulte le pourcentage de nourriture animale, pratiquement nul au printemps, est de 12 p. 100 en été (tabl. 4, MIDDLETON et CHITTY, 1937). Sur la figure 3 la variation est moins brutale et le pourcentage de nourriture passe progressivement de 20 p. 100 (3e semaine) à 35 p. 100 (4e semaine) et 65 p. 100 (5e semaine). Ce n'est qu'au cours de la 9e semaine que la nourriture animale ne représente plus que 12 p. 100 de la nourriture totale, valeur voisine de celle concernant l'adulte au printemps (13 p. 100) ou en été (17 p. 100) (tabl. 4, JANDA, 1956).

On peut tirer de l'observation de ces graphiques deux conclusions.

1° Il y a passage d'une nourriture presque exclusivement animale à une nourriture presque entièrement végétale. Ce passage se fait au cours de la 3e semaine (Ford *et al.*) ou au cours des 3e et 4e semaines (Janda).

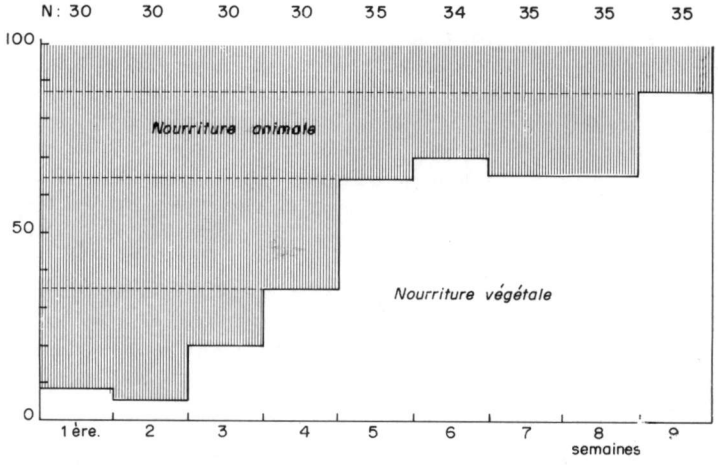


Fig. 3. — *Composition (*en volume*) de la nourriture du poussin et du jeune en fonction de leur âge (*d'après Janda, 1959*)*
N = nombre de perdrix

Les différences enregistrées entre ces deux auteurs peuvent avoir plusieurs explications.

D'abord la *détermination de l'âge des poussins* n'a pas été faite de la même manière. Ford *et al.*, ont établi une courbe de poids en fonction de l'âge de poussins d'élevage ; tandis que Janda a utilisé la chronologie d'apparition des plumes chez le poussin et la chronologie de la croissance des primaires juvéniles, établies par Bureau sur des perdrix sauvages.

Ensuite les *âges des perdrix sauvages anglaises* ont sans doute été *sous-évalués*. Une expérience faite en volière (Pringalle, communication personnelle) a montré que des perdreaux nourris avec des pupes de fourmis (nourriture « naturelle ») se montraient plus actifs donc dépensaient plus d'énergie. On peut penser que les perdrix sauvages ont une courbe de croissance moins rapide que les perdrix d'élevage. Autrement dit, à poids égal une perdrix sauvage est plus âgée qu'une perdrix d'élevage, ce qui pourrait expliquer le « retard » constaté sur la figure 2 par rapport à la figure 3. On peut ajouter aussi qu'il n'est fait aucune distinction parmi les oiseaux de plus de 3 semaines. Enfin, dans l'une et l'autre étude, on a affaire à des *résultats cumulés* sur plusieurs années. Des variations dues à des différences dans la disponibilité en nourriture animale en fonction des années ont pu être ainsi masquées. Cependant, ce facteur ne jouerait pas, selon Ford *et al.*, car la diminution en volume de la nourriture animale se produit justement au moment où la nourriture en insectes est la plus abondante.

Pour fixer les idées, rappelons que le maximum des éclosions des œufs de première ponte a lieu autour du 25 juin, ce qui nous donne des perdreaux d'une semaine au 2 juillet, de 2 semaines au 9 juillet, 3 semaines au 16 juillet, etc.

2° L'étude de Janda fait apparaître que le jeune a une nourriture différente de celle du poussin et de celle de l'adulte. De la fin de la 4e semaine à la fin de la 8e semaine sa nourriture ne comporte que 65 p. 100 de nourriture végétale.

II. — Analyse de la nourriture animale

A. — *Les trois premières semaines*

Le tableau 1 présente la fréquence de consommation de diverses espèces d'insectes, d'arthropodes ou d'autres invertébrés, d'après le pourcentage de perdrix ayant dans leur jabot et estomac,

un de ces aliments. Le tableau 2 figure de son côté, le volume occupé par tel ou tel aliment, exprimé en pourcentage du volume total de toute la nourriture animale trouvée dans l'ensemble des jabots et estomacs (ou perdrix).

TABLEAU I

Composition de la nourriture animale chez le poussin suivant les fréquences de présence (en p. 100) *des aliments*

	Ford *et al.*, 1938			Janda, 1959			
Semaines	I	II	III	I	II	III	IV
Nombre de perdrix	21	19	15	30	30	30	30
Fréquence en %							
Homoptera (sauf *Aphididae*)	80,9	84,2	60				
Cicadoidea (*Homoptera*)				53,3	43,3	33,3	37,5
Sminthurus viridis (*Collembola*)	90,5	79	35,7				
Collembola				20	10	10	—
Lepidoptera larvae	76,2	57,9	40	16,7	30	6,6	13,3
Curculionidae (*Coleoptera*)	61,9	68,4	53,3	30	36,6	36,6	3,3
Aphididae (*Homoptera*)	80,9	57,9	26,7				
Aphidoidea Homoptera)				20	6	3	3
Araneida (*Arachnida*)	57,1	57,9	60	13,3	3,3	23,3	10
Opilionidea (*Arachnida*)				3,3	6,6	10	6,6
Coleoptera (sauf *Curculionidae*)	23,8	52,6	66,7	36,6	36,7	60	30
Phytonomus larvae (*Curcul.*)	66,6	47,4	26,7				
Coleoptera larvae				—	3,3	—	—
Hymenoptera (sauf *Formicoidea*)	52,4	26,3	40	—	16,7	3,3	3,3
Diptera	47,6	42,1	20	3,3	6,6	3,3	—
Heteroptera	23,8	26,4	26,7	36,6	16,7	40	16,7
Formicoidea (*Hymenoptera*)	19	36,8	20	56,7	53,3	50	36,6
Forficula auricularia (*Dermaptera*)	28,6	10,5	20				
Dermaptera				3,3	6,6	16,7	3,3
Acridiidae nymphes (*Orthoptera*)	14,3	15,8	7,1				
Orthoptera				—	30	3,3	16,7
Formicoidea cocons (*Hymeno.*)	—	15,8	26,7	46,6	46,6	46,6	36,6
Lepidoptera	4,8	5,8	20	—	—	6,6	3,3
Gastropoda (*Mollusca*)	—	—	13,3				
Stylommatophora (*Gastropoda*)				—	3,3	—	—
Myriapoda	—	—	—				
Opisthospermophora (*Myriapoda*)				3,3	13,3	—	—

Pour chaque semaine (âge du jeune perdreau) s'établit un ordre décroissant des pourcentages. Par exemple dans le tableau 1, première semaine, exemple de Ford, première colonne : *Sminthurus viridis* 90,5 p. 100, *Homoptera* 80,9 p. 100, *Lepidoptera larvae* 76,2 p. 100, etc. L'ordre représenté sur le tableau 1 n'est cependant pas celui-ci ; il correspond à une classification *pour les trois premières semaines* où interviennent les ordres de classification dans la première, la deuxième et la troisième semaine. Les encadrés soulignent les groupes importants mis ainsi en évidence.

Cette nourriture animale se caractérise par une prédominance écrasante d'Insectes, que ce soit sous forme d'adultes, de larves, de cocons ou de nymphes. Une fraction faible est représentée par des Mollusques, notamment des Gastéropodes Pulmonés et d'autres Arthropodes tels que Myriapodes et Arachnides.

1. *Résultats pour les trois premières semaines prises globalement.*

a) *Fréquences* (tabl. 1).

Les cinq aliments les plus importants ont été encadrés. On voit que seuls les *Homoptères* autres que Pucerons (groupe auquel appartiennent les Cicadelles) et les *Curculionidae* (Charançons) sont importants à la fois selon les observations de Ford et celles de Janda. Se trouvent en tête d'après ce dernier auteur : les cocons et les adultes de *Formicoidea* (Fourmis) et les adultes de Coléoptères autres que Charançons (groupe comprenant entre autres les Staphylins, les Carabes et les Chrysomèles).

b) *Volumes* (tabl. 2).

On voit que les mêmes groupes sont prédominants d'après Ford et Janda. Signalons toutefois le groupe des Coléoptères autres que les Charançons qui a une certaine importance dans les relevés de Janda.

TABLEAU 2

Composition de la nourriture animale chez le poussin suivant les volumes (en p. 100 du volume total de nourriture) *des aliments*

	Ford *et al.*			Janda			
Semaines	I	II	III	I	II	III	IV
Nombre de perdrix	21	19	15	30	30	30	30
Volume en %							
Phytonomus larvae (*Curculionidae*)	42,7	14,3	7,7				
Lepidoptera larvae	21	9,5	18,4	14,2	16,5	1,9	9,1
Curculionidae (*Coleoptera*)	5,8	19	1,5	10,7	9,9	17,2	—
Formicoidea cocons (*Hymenoptera*)	—	16,3	26,9	17,8	12,6	10	22,7
Homoptera (sauf *Aphididae*)	4,6	5	6,9				
Cicadoidea (*Homoptera*)				9,7	5,7	11,2	3,2
Aphididae (*Homoptera*)	9,1	4,7	1,5				
Aphidoidea (*Homoptera*)				2	0,2	0,2	—
Forficula auricularia (*Dermaptera*)	6,5	1,4	1,5	—	—	3,3	—
Coleoptera (sauf *Curculionidae*)	0,4	4,1	4,6	9,1	11	21	10,9
Formicoidea (*Hymenoptera*)	0,1	2	9,2	14,2	4	4,5	5,5
Sminthurus viridis (*Collembola*)	3,6	4,1	0,5				
Collembola				5,1	0,4	1,4	—
Heteroptera	0,7	3,4	1,5	4,1	1,8	4,1	0,9
Acridiidae nymphes (*Ortho.*)	—	6,1	0,3				
Orthoptera				—	9,7	—	10,1
Araneida (*Arachnida*)	0,7	1,4	3,1	2	—	2,4	1,4
Opilionidea (*Arachnida*)				—	—	0,7	—
Hymenoptera (sauf *Formicoidea*)	0,7	1,3	0,6				
Lepidoptera	—	—	4,6				
Diptera	0,7	0,7	0,1				
Opisthospermophora (*Myriapoda*)				—	17,6	—	—

En résumé, il ressort de tout cela l'importance, à la fois en fréquence et en volume alimentaire, des *chenilles de Papillons* qui sont aussi signalées comme les plus importantes en volume par Porter (1955). C'est le cas aussi du groupe des *Homoptères autres que Pucerons* bien qu'occupant un volume plus faible, et des *Charançons* (*Curculionidae*) bien que moins fréquents.

Ford souligne la liaison entre la présence de larves de Phytonomes et d'adultes de Collemboles (*Smynthurus viridis*) avec l'habitat particulier qui est celui des champs de Légumineuses fourragères.

Les Phytonomes, les Sitones et les Apions (famille des Charançons) sont d'ailleurs bien connus comme fauteurs de dégâts sur toutes ces cultures.

2. *Évolution au cours des trois premières semaines.*

On constate une diminution de la fréquence de consommation des Homoptères autres que Pucerons et une diminution à la fois en fréquence et en volume des larves de Phytonomes.

Par contre, la consommation des Coléoptères (autres que Charançons) et celle des cocons de Fourmis, vont en croissant, tant en ce qui concerne la fréquence de ces aliments que la quantité absorbée (d'après JANDA les pourcentages correspondants varient peu ou pas).

FORD attribue cette dernière variation à la facilité pour les perdreaux de trouver les nids de Fourmis. Au moment des chaudes journées de juillet les cocons et les adultes sont près de la surface du sol, ils sont alors plus aisément trouvés et mangés en plus grande quantité du fait de leur concentration. On a alors tendance à conférer à l'aliment « cocons et adultes de Fourmis » une importance, au sens de choix par le perdreau, qu'il n'aurait peut-être pas s'il était moins disponible.

B. — *Au-delà de trois semaines* (JANDA)

Dans la quatrième semaine il y a disparition ou chute notable, à la fois en volume et en fréquence, des Collemboles, des larves de Coléoptères, des Diptères et des Charançons. Les Pucerons ne jouent quelque rôle qu'au cours de la première semaine.

Restent importants jusqu'à la neuvième semaine, surtout le groupe des Orthoptères (espèces non précisées) et celui des cocons et adultes de Fourmis, comme le montre le tableau 3.

TABLEAU 3

Évolution de la composition de la nourriture animale chez le jeune entre la cinquième et la neuvième semaine (d'après JANDA 1959)

Semaine		V	VI	VII	VIII	IX
Nombre de perdrix		35	34	35	35	35
Orthoptera	% fréquence	8,5	23,5	40	17,1	25,7
	% volume	8,1	12,4	18,3	7,2	7,3
Formicoidea	% fréquence	34,3	32,4	38,6	37,1	22,9
	% volume	5	2,3	1,8	1,9	0,8
Formicoidea cocons	% fréquence	17,4	17,4	11,4	11,4	5,7
	% volume	11,8	2,0	1,1	1,6	0,6

LE RÉGIME ALIMENTAIRE DE L'ADULTE

I. — LE CYCLE ANNUEL DE NOURRITURE

JANDA (1956) parle d'un cycle annuel précis pour la prise de nourriture (deutliche Nahrungszyklus). MIDDLETON et CHITTY (1937) ont été les premiers à le mettre en évidence et nous allons essayer de le montrer en suivant au cours des quatre saisons les variations, en pourcentages, des volumes des quatre principales catégories de nourriture : la nourriture animale, les parties vertes des plantes (essentiellement le feuillage) les graines de céréales (ou grains), les graines des plantes adventices (tabl. 4 et fig. 4).

TABLEAU 4

Cycle de nourriture chez la Perdrix grise adulte suivant les saisons et les principales catégories de nourritures évaluées en volume (en p. 100)

Pays		Tchécoslovaquie		Grande-Bretagne	Gde-Bretagne	Canada	Finlande
Auteur		JANDA		MIDDLETON et CHITTY	CAMPBELL	WESTERSKOV	PULLIAINEN
Année de la publication		1956		1937	1936-37	1966	1968 et 1965
Nombre d'années cumulées		4		5	1	*x*	1
Mois		III à V	IV	III à V		IV	III-IV
Nombre de perdrix *n.*		126	40	12		11	11 (% pds)
	Volume en %						
Printemps	Nourriture animale	13,3	15,5	—		1,1	—
	Feuillage vert	60	58	92,2		51,7	39
	Grains	—	0,5	0,1		43,3	6
	Graines folles	26,7	26	1,2		3,9	54
	Fleurs et boutons			6			
	Racines			0,5			
Mois		VI-VIII	VII	VI-VIII		VIII	
Nombre de perdrix *n.*		1 580	36	31		16	
	Volume en %					16	
Été	Nourriture animale	16,9	16	11,8		18,5	
	Feuillage vert	6,8	7	14,3		35	
	Grains	50,9	50	6,5		35,1	
	Graines folles	25,4	27	38,5		11,4	
	Fleurs et boutons			28,5			
	Racines			—			

TABLEAU 4 *(suite)*

Pays		Tchécoslovaquie		Grande-Bretagne		Gde-Bretagne	Canada			Finlande		
Auteur		JANDA		MIDDLETON et CHITTY		CAMPBELL	WESTERSKOV			PULLIAINEN		
Année de la publication		1956		1937		1936-37	1966			1968 et 1965		
Nombre d'années cumulées		4		5		1	*x*			1		
Mois		IX-XI	X	IX	X-XI	IX-X	IX			X		
Nombre de perdrix *n.*		239	46	177	175	20	16			110		
	Volume en %											
Automne	Nourriture animale	3,7	4	0,6	—	0,6	0,3			0,03		
	Feuillage vert	7,3	6,5	9,9	26,5	18,4	24,6			1		
	Grains	64,2	69	76,3	22,4	12,2	41,4			57,3		
	Graines folles	24,8	20,5	11,9	34,5	46,6	33,7			41,8		
	Fleurs et boutons			0,9	0,2							
	Racines (betteraves)			0,4	16,4	1,3						
	Fèves					20,8						
Mois		XII-II	I	XII-II			X	XII	II			
Nombre de perdrix *n.*		93	36	34			25	28	83			
	Volume en %											
Hiver	Nourriture animale	—	—	—			—	—	—			
	Feuillage vert	70	72	68			17,5	1,3	3,2			
	Grains	20	22,5	0,7			43,3	80,3	71,7			
	Graines folles	10	5,5	11,8			39,2	18,4	25,1			
	Fleurs et boutons			—								
	Racines			13,3								

1° *Au printemps.* — Le tableau 4 montre qu'au printemps le volume le plus grand est celui du feuillage vert. Cela correspond au départ de la végétation et des cultures. Notons qu'en Tchécoslovaquie le pourcentage de nourriture animale est déjà remarquable, et qu'au Canada il y a un fort pourcentage de grains (voir plus loin).

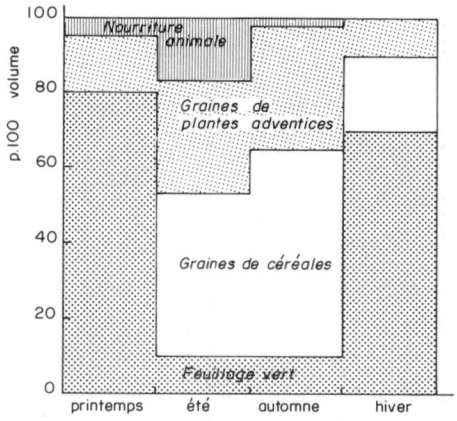


FIG. 4. — *Schéma synthétique du cycle annuel de nourriture chez la Perdrix grise adulte*

2° *En été.* —La caractéristique de la période de l'été est que la consommation de nourriture animale (constituée principalement d'insectes) est maximum pour l'année. Bien que ceux-ci soient abondants ils ne représentent cependant que 17 p. 100 de la nourriture (ce qui est du même ordre que les 12 p. 100 consommés par le jeune perdreau de 9 semaines, voir figure 3).

A ce propos, il est intéressant de signaler que les oiseaux malades mangeraient une quantité plus grande d'insectes. Il nous faut utiliser le conditionnel car ceci n'a été observé que sur trois échantillons possédant des œdèmes d'origine non spécifiée dont le plus manifeste (100 p. 100 de nourriture animale) avait un jabot-estomac rempli par des larves de Lépidoptère de grande taille (*Apamea remissa*) et des Carabidae (*Amara aenea*) (PULLIAINEN, 1965). L'hypothèse alors émise est celle d'une « faim » de protéines chez ces oiseaux déficitaires. L'idée est séduisante, mais reste à être démontrée.

Les graines des plantes adventices (ou graines folles) les premières mûres (voir plus loin) sont largement consommées, tandis que les grains le sont différemment selon la précocité des moissons. En effet, il a été observé que la Perdrix était « une glaneuse » et mangeait surtout les épis tombés à terre restant dans les chaumes.

3° *En automne.* —Les graines de céréales cultivées et les graines de leurs plantes adventices dominent dans la nourriture en automne.

Cependant, compte tenu de la précocité des déchaumages ou de l'humidité de la région (entraînant une germination précoce, voir plus loin) ou du caractère herbager de la région, le pourcentage des grains et des graines peut diminuer par rapport à celui du feuillage vert (MIDDLETON et CHITTY, 1937).

En Grande-Bretagne des plantes cultivées autres que les céréales occupent une place importante : les collets de betteraves restent sur le champ après l'arrachage et les perdrix viennent les picorer (MIDDLETON et CHITTY) ; les fèves également sont fréquemment consommées (CAMPBELL, 1936-37).

Cette consommation des racines de betteraves « par prélèvement d'une petite cossette de peau et de pulpe d'une manière caractéristique par la Perdrix » est signalée aussi par LEBEURIER (1958). Le tableau 5 donne les fréquences de présence (en pourcentages).

4° *En hiver.* — En hiver seul un peu de « verdure » subsiste comme nourriture pour la Perdrix. Les champs sont soit labourés, soit déjà ensemencés en cultures d'hiver. Aussi ce feuillage vert constitue-t-il 70 p. 100 de la nourriture, car la Perdrix ne va pas déterrer le grain semé en profondeur.

TABLEAU 5

Fréquences de présence (en p. 100) *de fragments de racines de betterave dans les jabots-estomacs des Perdrix adultes*

	France Lebeurier 1958	Gde Bretagne Middleton et Chitty 1937
Septembre :		
Nombre de perdrix : *n.*	17	177
racines de betterave	23,5	1,7
Octobre :		
Nombre de perdrix : *n.*	29	175
racines de betterave	13,8	19,4 (oct-nov)
Novembre :		
Nombre de perdrix : *n.*	13	
racines de betterave	—	

Au Canada par contre, d'octobre à avril, les pourcentages en grains restent très élevés (43 p. 100 à 80 p. 100). En effet, selon Westerskov, 1965, ceci s'explique par les faits suivants : « Après la moisson une grande quantité de grains reste dans les chaumes, il y a aussi des pertes le long des routes et des voies ferrées, en raison des transports par bennes. Du fait d'un long hiver (octobre à mars) et de températures au-dessous du point de congélation, ce grain ne germe pas ni ne pourrit, il reste sec et intact sur le sol sous une mince couche de neige, et est facilement décelé et mangé par les perdrix. »

La figure 4 donne un schéma synthétique de ce cycle annuel de nourriture. Brull (1960) a donné un schéma mois par mois pour la région du Schleswig-Holstein (Allemagne de l'Ouest) qui suit, dans ses grandes lignes, notre schéma synthétique.

On voit que le cycle de prise de nourriture correspond au cycle des travaux agricoles et à celui de la végétation, lui-même lié au cycle du climat. Autrement dit, en ce qui concerne du moins les grandes catégories de nourriture, la Perdrix adulte mange ce qui lui est disponible. Un exemple confirme cette proposition. La Perdrix consomme des insectes (constituant pour l'essentiel la nourriture animale) en proportion de leur abondance dans la nature : en effet c'est au moment où les insectes sont les plus abondants dans la nature que ceux-ci atteignent leur plus grand volume dans la nourriture.

Après avoir étudié le cycle de nourriture au cours de l'année nous allons analyser chacune des quatre principales catégories de nourriture.

La nourriture animale

1. *Ordres.*

Si l'on considère les grands ordres et familles d'Insectes, les auteurs s'accordent sur leur importance relative, que ce soit en fréquences ou en volumes.

D'après les fréquences YEATTER en Amérique (1934) cite dans l'ordre : les *Hémiptères* (groupe auquel appartiennent les Cicadelles et les Punaises, 22,6 p. 100) les *Coléoptères* (groupe comprenant entre autres, les Charançons, les Carabes et les Longicornes, 22,6 p. 100), les *Hyménoptères* (groupe où l'on trouve en particulier les Fourmis et les Ichneumons, 15,1 p. 100) et les *Orthoptères* (Criquets et Sauterelles 11,3 p. 100) ; ceci pour 53 contenus stomacaux recueillis au cours de trois années.

On retrouve en tête trois de ces quatre ordres d'Insectes chez JANDA (1956) et chez VERTSE *et al.* (1952) ; on voit que s'insèrent, en plus des Insectes, des Arthropodes (tabl. 6).

D'après les volumes ce sont les *Fourmis* adultes et leurs cocons qui occupent la plus grande place. Sur un volume total de nourriture animale de 19,75 cm³, MIDDLETON et CHITTY en Angleterre (1937) ont trouvé que ce groupe représentait 77 p. 100 (15,22 cm³). PULLIAINEN en Finlande (1965) n'a relevé de nourriture animale que dans 8 jabots sur 153, où seuls étaient présents des Coléoptères (61,6 p. 100 du volume de nourriture animale) et des Gastropodes (38,4 p. 100).

TABLEAU 6

Composition de la nourriture animale chez l'adulte suivant les fréquences de présence
(en p. 100 du nombre total de perdrix)
« *Coleoptera n.* » indique des Coléoptères non identifiés,
mais aussi le nom de l'ordre qui englobe les familles et espèces cités au-dessous

	Tchécoslovaquie JANDA 1956			Hongrie VERTSE *et al.*, 1959	Gde-Bretagne MIDDLETON et CHITTY 1937
Nombre de perdrix	126	1 580		1 007	395
Fréquence min. x en %	print. 2,3	été 0,2	autom. 1,2	0,3	
Orthoptera					+
Acrididae					
Stenobothrus sp.		8,9	4,6	+	
Tettigonidae					
Platycleis sp.		0,3			
Gryllidae					
Gryllus campestris (L.)		+		0,8	
Hymenoptera					
Formicidae					
Formicidarum sp.				1,5	
Lasius niger (L.)	2,4	6,8	+	+	+ 2e
L. flavius (FABR.)	4,8	5,5		+	+ 3e
L. alienus FÖRST.				0,9	
Formica fusca L.				+	
F. fusca var. rubescens FORD.		3,1	+		
F. rufibarbis FABR.		2,2	+	+	
F. gagates LATR.				+	
Myrmica scabrinodis NIL		1		+	+ 1er
Formicidae cocons	6,3	5,3		0,5	+
Ichneumonidae		0,4			
Arthropoda					
Opilionidea					
Phalangium opilio L.		3,5			
Opilio parietinus (DEG.)		1,1			
Platybunus sp.		0,3			

TABLEAU 6 *(suite)*

	Tchécoslovaquie JANDA 1956			Hongrie VERTSE *et al.*, 1959	Gde-Bretagne MIDDLETON et CHITTY 1937
Nombre de perdrix	126	1 580		1 007	395
Fréquence min. x en %	print. 2,3	été 0,2	autom. 1,2	0,3	
Araneidea					
Agelenidae n.		0,5			
Lycosidae n.		0,4			
Coleoptera n.	2,4	+			
Curculionidae					
Sitona humeralis STEPH.		2,2	+	0,4	+
S. sulcifrons (THUNBERG)		2,1			+
S. sp.				0,4	+
S. lineatus (L.)		0,5			
Trachyphloeus bifoveolatus		0,4			
Phytonomus punctatus FABR.		0,3			
Cleonus piger SCOP.				0,4	
Otiorrhynchus ligustici L.		+	+	1,2	
Lagriidae					
Lagria hirta L.	2,4	0,3			
Nitidulidae					
Meligethes aeneus (FABR.)	2,4	+			
Chrysomelidae				+	
Phyllotreta nemorum (L.)		0,5			
Carabidae					
Calathus melanocephalus L.		0,4			
Bembidion lampros (HBST.)		0,3			
Coleoptera					
Cerambycidae (Longicornes)					
Dorcadion aethiops SCOP.				0,4	
D. fulvum SCOP.				0,4	
Coleoptera larvae					
Cassida sp.		0,6			
Malachiini sp.		0,4			+
Lepidoptera n.		0,4			
Pyralidae		1,5			
Lepidoptera larvae n.	3,2	2,6	2,1		
Mamestra pisis (L.)		1			
Noctuidae n.		0,6		+	
Pieris rapae (L.)		0,5			
Dermaptera					
Forficula auricularia L.		1,3			+
Homoptera				+	
Aphrodes bicinctus (SCHRK)		1,3			
Tettigella viridis L.		0,8			
Euscelis plebejus (FALLEN.)		0,5			
Heteroptera					
Nabis ferus (L.)		0,6			
Lygus gemellatus (H.S.)		0,6			
Notostira erratica (L.)		0,4			
Eurygaster maura (L.)		0,3			

2. *Familles et espèces.*

Le tableau 6 donne le détail des familles et des espèces trouvées chez différents auteurs. On n'a fait figurer que les groupes ayant une fréquence de présence supérieure à une fréquence minimum x (exprimée en p. 100 du nombre total de perdrix).

Les pourcentages étant établis, pour chaque auteur, à partir d'échantillons d'effectifs différents, ils ont des limites de sécurité différentes. Indépendamment de ce problème, nous nous sommes seulement préoccupés de classer les espèces ayant des fréquences considérées comme suffisamment importantes ; c'est-à-dire supérieure à une fréquence minimum x, évidemment variable suivant les échantillons. Nous avons admis que cette fréquence était inversement proportionnelle à l'effectif n de l'échantillon $x = k/n$. En prenant $x = 0{,}3$ et $n = 1\,007$ (échantillon de VERTSE) on calcule $k = 300$. D'où les autres valeurs de x pour les autres échantillons.

On a classé les Ordres d'après les fréquences décroissantes de l'échantillon pour l'été de JANDA, et à l'intérieur de chaque ordre les familles et les espèces. On a mis en regard les autres échantillons. Dans la colonne « Grande-Bretagne » on a mis (faute de données numériques) des croix pour indiquer les groupes communs avec l'une ou l'autre des quatre premières colonnes. Dans celles-ci les croix signalent la présence de groupes ou espèces avec une fréquence inférieure à la fréquence minimum.

Deux groupes se distinguent : la famille des Acridiens avec un Criquet du genre *Stenobothrus* et la famille des Fourmis.

Nous n'avons pas d'autres indications sur *Stenobothrus* mais les Orthoptères peuvent aussi occuper un volume important. WESTERSKOV, au Canada (1966), a trouvé qu'au mois d'août les *Locustidae* (Criquets) représentaient 89 p. 100 du volume total de nourriture animale (16,4 p. 100 du volume total de nourriture).

Les fourmis et leurs cocons ne sont pas seulement abondants en Europe mais aussi en Amérique. KELSO (1932) cite, par exemple, les genres *Formica, Lasius et Myrmica* (*Formica fusca, Lasius niger americanus*).

Le tableau 6 met en outre en évidence parmi les Arthropodes *Phalangium opilio*, parmi les Coléoptères des Charançons tels que *Sitona* et *Othiorrhynchus ligustici*, et les larves de Lépidoptères (Papillons).

Il est difficile de tirer des conclusions générales sur l'ensemble de cette nourriture. Cependant JANDA, considérant sans doute les caractères morphologiques communs aux insectes ingérés, souligne que « la surface du corps des insectes consommés doit nécessairement être glabre et que, ni les couleurs, ni la présence de glandes malodorantes ne sont repoussantes pour la Perdrix ».

Les parties vertes des plantes

L'examen des parties vertes des plantes, surtout des morceaux de feuille ou des folioles est délicat et difficile. Aussi, *parmi ce qui est reconnaissable*, peut-on distinguer quelques grands groupes. Le tableau 7 montre que les auteurs s'accordent pour classer, dans l'ordre, les plantes du type Graminées, les Trèfles et les Renoncules ou les Céraistes (CAMPBELL, 1936-7). LEBEURIER (1958) distingue parmi les Graminées, *Molinia, Poa* et *Festuca*, MIDDLETON et CHITTY (1937) y ajoutent des feuilles de jeunes céréales. Parmi les Trèfles, *Trifolium repens* est cité par les trois premiers auteurs. Enfin en plus de *Ranunculus acris, R. repens, R. bullosus*, cités par MIDDLETON et CHITTY, LEBEURIER cite *R. flammula.*

On peut émunérer, à titre d'exemple, les quelques espèces ou genres de plantes folles déterminées par LEBEURIER en automne. Des Composées : *Thrincia hirta, Hypochaeris, Sonchus* (Laiteron), *Hieracium* (Épervière) ; des Crucifères : *Capsella, Sinapis* (Moutarde) ; une Scofularinée *Veronica ;* une Labiée : *Mentha arvensis ;* une Papaveracée : *Papaver rheas* (Coquelicot) et une Polygonée : *Polygonum aviculare* (Renouée des Oiseaux).

Parmi les plantes cultivées autres que les céréales sont consommées, en faibles quantités, les feuilles de Rutabaga, Betterave et Navet (LEBEURIER) ; Chou (kale and cabbage) et Betterave (MIDDLETON et CHITTY).

Le mode de prélèvement de cette nourriture verte est particulier et varie suivant le type de végétal. S'il s'agit d'herbe ou de jeunes céréales, la Perdrix n'attaque que l'extrémité de la longue feuille de Graminée, et chaque becquée emporte un petit morceau de l'ordre de 1 cm. Dans le cas de la Luzerne ou du Trèfle, elle s'attaque aux petites folioles et les prélève isolément (HAMMER *et al.*, 1955).

TABLEAU 7

Composition de la nourriture végétale verte chez l'adulte suivant les fréquences de présence (en p. 100)

	France LEBEURIER 1958	Gde-Bretagne CAMPBELL 1936-7	Gde-Bretagne MIDDLETON 1937	Danemark HAMMER *et al.* 1955
Nombre de perdrix *n.*	64	20	329	159
Mois	IX-X-XI			
Fréquence en %				
Graminées	67			
Plantes du type Gram. (Grass)		70	+ 1er	63
Trèfle (Clover)	23,4	55	+ 2e	30
Ranunculus sp.	11	5	+ 3e	+
Cerastium sp.		30		

Les graines de céréales

La Perdrix grise étant par excellence un oiseau des grandes plaines cultivées céréalières, il n'est pas étonnant de trouver du grain dans son jabot-estomac, quel que soit le pays où elle vit.

Dans le tableau 8 nous avons fait figurer les fréquences de présence, ce qui nous a permis de mettre en comparaison cinq pays différents. Les pays ont été classés suivant la précocité d'apparition du grain dans les échantillons : en Hongrie au mois de juin, en Tchécoslovaquie au mois de juillet etc. Cette classification n'est pas arbitraire : elle n'est pas liée à l'ouverture de la chasse puisqu'on possède des échantillons pour les autres mois (sauf en France), elle serait plutôt due aux dates différentes des moissons.

Pour chaque pays les différentes céréales sont classées par ordre d'importance en fréquence, pour l'année.

En règle générale on peut faire trois remarques qui ont trait à l'origine du grain, à sa disponibilité et à la préférence de la Perdrix pour une catégorie particulière de grain.

1° Suivant l'époque où on trouve du grain celui-ci peut provenir : en automne ou au printemps du semis ; avant moisson, d'épis couchés par les intempéries ou de grains trop mûrs qui tombent au sol ; après moisson, d'épis ou de grains perdus au cours des opérations de récolte et laissés dans les chaumes. Le tableau 8 montre que c'est cette troisième catégorie de grains « de glanage » qui prédomine, bien que la relation directe entre grain consommé et *origine de ce grain* ne soit pas établie par les auteurs, mais seulement suggérée.

2° Aucun auteur n'a établi de relation précise entre les pourcentages des différentes catégories de grains consommés par les perdrix et les pourcentages des différentes cultures dans la *zone précise* où ces perdrix ont vécu. Il semble, cependant, que sur le vu des conditions de culture dans une *zone plus élargie*, la perdrix consomme d'autant plus une catégorie de nourriture que celle-ci lui est plus disponible, c'est-à-dire qu'elle est plus cultivée. PULLIAINEN (1965) a mis en regard les pourcentages des différentes cultures obtenues à partir des statistiques agricoles pour la région de Masku (S.-O. de la Finlande) et les pourcentages de grains dans la nourriture des perdrix tuées dans cette région.

TABLEAU 8

Composition de la nourriture en grain chez l'adulte suivant les fréquences de présence (en p. 100) *en fonction des pays et des mois de l'année*

Fréquences en %	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai
Hongrie VERTSE *et al.*, 1955 *n.*	(15)		(453)	(231)	(106)	(38)	(35)	(37)	(30)	(23)	(22)	(12)
Hordeum vulgare L.	46,7		4,8	2,6	3,7	2,6	—	—	—	—	—	—
Triticum vulgare VILL.	—		4	1,3	0,9	—	—	—	—	—	—	—
Secale cereale L.	—		3,1	1,3	2,8	5,3	—	—	—	—	—	—
Avena sativa L.	—		0,7	0,9	—	—	—	—	—	—	—	—
Zea mays L.	—		0,4	3,9	10,4	—	—	—	—	—	—	—
Sorghum vulgare PERS.	—		0,4	1,7	6,6	—	—	—	—	—	—	—
Hordeum distichum L.	—		—	—	—	—	—	—	—	4,3	20	—
Triticum aestivum L.	—		—	—	—	—	—	—	6,5	13	10	—
Tchécoslovaquie JANDA, 1956 *n.*	(24)	(36)	(1 520)	(160)	(46)	(33)	(33)	(36)	(24)	(31)	(40)	(55)
Triticum vulgare L.	—	41,7	38,6	32,5	41,3	15,1	18,2	25	12,5	9,7	5	—
Hordeum distichum L.	—	30,5	23,7	36,2	41,3	12,1	—	—	—	—	—	—
Secale cereale L.	—	5,5	13,7	—	6,5	6,5	—	—	—	—	—	—
Avena sativa L.	—	—	9,8	8,1	23,9	3,3	—	—	—	—	—	—
Grande-Bretagne MIDDLETON-CHITTY *n.*		(31)		(177)		(175)		(34)			(12)	
Hordeum sativum		—		44,6		18,3		2,9			8,3	
Triticum		12,9		39,6		12,6		5,9			—	
Avena sativa		6,4		18,1		8,6		—			—	
France LEBEURIER, 1958 *n.*					(46)	(14)						
Triticum					21,7	—	+					
Avena					15,2	—	+					
Hordeum					10,9	—						
Secale						+						
U.S.A. YEATTER, 1934 *n.*						(24)						
Zea mays	+		+			50	+	+	+	+	+	
Hordeum vulgare				+	+	12,5				+		
Triticum vulgare	+		+	+		4,2	+		+			+
Avena sativa	+											

	Cultures (%)	Nourriture ($n = 15$) (% du volume total de grain)
	—	—
Blé	40,6	50,6
Avoine	39	49,4
Orge	44,9	—
Seigle	5,5	—

MURTHA (1967) souligne qu'à l'utilisation de statistiques agricoles il serait préférable de substituer des relevés des cultures au sol ou sur photographies aériennes.

WESTERSKOV (1966) attribue aussi la prédominance d'avoine dans ses échantillons (voir tabl. 9) à une plus grande importance de cette culture dans l'assolement local, en contradiction avec les statistiques agricoles pour la région. Enfin, bien que l'information nous manque, on peut penser que la grosse consommation de maïs au Michigan(YEATTER, 1934) est due à une plus grande fréquence de cette culture.

TABLEAU 9

Composition de la nourriture en grain chez l'adulte suivant les volumes (en pourcentage du volume total de nourriture) *en automne-hiver*

	G^{de}-Bretagne MIDDLETON et CHITTY 1937	Finlande PULLIAINEN 1965	Canada WESTERSKOV 1966					U. S. A. KELSO 1932
Mois	Oct.-nov.	Oct.	Oct.	Nov.	Déc.	Janv.	Fév.	Oct.-nov. surtout
Nombre de perdrix	175	110	25	31	28	55	83	80
Volume en %								
Hordeum (orge)	13,5	35,7	11,5	23,6	22,3	23,2	17,3	6,4
Triticum (blé)	7,4	11,3	9,3	15,9	22,5	31,5	18,3	20,6
Avena (avoine)	1,5	7,4	22,5	22,9	35,5	20,2	36,2	4
Secale (seigle)		2,9				2,0		
Zea mays (maïs)								14,9

3° On peut voir sur le tableau 8 (fréquence en p. 100) et sur le tableau 9 (volumes en p. 100) que, quel que soit le pays, donc en somme le mode de culture, les grains de blé sont plus fréquemment consommés et en quantité plus grande que ceux d'avoine (à l'exception du Canada).

Cette *préférence* pour le blé par rapport à l'avoine semble démontrée par PULLIAINEN quand il considère comparativement les statistiques concernant les cultures d'Ostrobothnie (à l'ouest de la Finlande) et la nourriture consommée : à un fort pourcentage de culture d'avoine ne correspond qu'un faible pourcentage de consommation, c'est l'inverse pour le blé (1).

	Cultures %	Nourriture ($n = 110$) (% du volume total de grain)
	—	—
Avoine	48,1	12,9
Orge	23,1	62,4
Seigle	20,2	5,0
Blé	8,6	19,7

(1) Dans l'exemple de MASKU les échantillons de perdrix provenaient d'une zone très limitée ; dans celui d'Ostrobothnie ceux-ci ont été récoltés à partir de différentes parties de la région.

Behnke (1964) en Allemagne trouve aussi cette préférence.

Les expériences de préférence alimentaire effectuées en volières semblent confirmer ces résultats (Hawkins, 1937 ; Mac Cabe et Hawkins, 1946 ; Pulliainen, 1965). Mais il est difficile d'établir un ordre de préférence car ces expériences sont effectuées en général sur un trop petit nombre de perdrix ; elles sont en outre influencées par la présence ou l'absence de nourriture verte, par le régime antérieur et par le nombre de variétés offertes (Pulliainen, 1965).

Il ressort par ailleurs, des tableaux 8 et 9 une préférence, peu soulignée par les auteurs, pour l'orge par rapport à l'avoine (6 cas sur 7).

Il ne faut cependant pas passer sous silence un certain nombre de cas particuliers.

Ils ont trait à la préférence de la Perdrix pour le blé par rapport à l'avoine. Elle ne se trouve pas vérifiée si l'on considère chez Pulliainen (Ostrobothnie) non plus les volumes mais les fréquences (*Hordeum* 48 p. 100, *Avena* 41 p. 100, *Triticum* 23 p. 100 et *Secale* 12 p. 100). Pour Hammer *et al.*, (1955, 67 jabots) l'ordre en fréquence est le suivant : orge, avoine, blé.

Enfin l'avoine, bien que rarement cultivée, est la plus fréquemment consommée en Bretagne (Lebeurier, 1958) après le blé et avant l'orge. Behnke (1964) place aussi l'avoine avant l'orge.

Néanmoins il semble bien que, si « l'offre » de nourriture en grains est limitée au point de vue variétés la Perdrix consomme ce qui est disponible. Tandis que si les différents types de grains sont présents, elle semble préférer le blé et l'orge par rapport à l'avoine.

Les graines des plantes adventices

Les graines des plantes sauvages sont essentiellement représentées par celles des plantes adventices aux cultures. D'abord parce que les échantillons de Perdrix ont été prélevés presque exclusivement en milieu cultivé, ensuite bien que cela reste à prouver (voir la discussion plus bas) il semble que la Perdrix se nourrisse peu aux dépens des plantes sauvages et qu'elle recherche les zones cultivées (Hammer *et al.*, Murtha).

Les graines des plantes adventices trouvées dans les jabots-estomacs des perdrix ont fait l'objet des analyses les plus poussées du fait de la relative facilité de leur détermination. Lebeurier (1958) a identifié quelques 32 espèces différentes.

Les travaux effectués étant les plus nombreux en automne, nous allons d'abord parler de cette saison, puis nous envisagerons les variations au cours de l'année.

1° *En automne.* Le tableau 10 réunit les résultats de 10 auteurs différents. Les résultats les plus abondamment fournis sont ceux des fréquences de présence exprimées en pourcentages. Le classement a été fait de la façon suivante.

On a pris les espèces communes à au moins trois des cinq premiers pays (soit 14 espèces), puis on les a classées par ordre d'importance décroissant comme pour le tableau 1. La fréquence minimum x a été calculée en prenant comme valeur $k = 525$, à partir de l'exemple de Middleton et Chitty (soit $x = 3$ et $n = 175$). En effet ces auteurs considèrent comme suffisamment importantes les fréquences supérieures à 3 p. 100 dans les échantillons de septembre (177 jabots) et d'octobre-novembre (175 jabots).

De ce tableau se dégagent les traits généraux suivants. Quel que soit le pays envisagé on retrouve en tête une Polygonacée : en Grande-Bretagne, en France et en Hongrie la Renouée des Oiseaux (*Polygonum aviculare*) ; en Tchécoslovaquie, au Danemark, en Allemagne et aux États-Unis la Renouée Liseron (*P. convolvulus*). Se place ensuite l'Ansérine (*Chenopodium album*) très fréquente dans 7 pays sur 10.

Parmi les 11 espèces suivantes qui sont au moins communes à trois des cinq premiers pays, notons les grandes fréquences de *Poa* sp., d'*Atriplex* sp. l'Arroche (Grande-Bretagne et France), de *Galeopsis* sp. (Finlande), de *Spergula nodosa* la Spargoute (Finlande et Danemark), de *Polygonum lapathifolium* la Renouée à feuilles de Patience (Danemark), et enfin de *Stellaria media* le Mouron des Oiseaux (Danemark et Allemagne).

La suite du tableau montre l'importance de *Setaria viridis* la Sétaire verte et *Setaria glauca*

la Sétaire glauque (Hongrie et États-Unis), de *Cerastium* la Céraiste (France, Danemark et Allemagne) et de l'Ambroisie aux États-Unis.

Les données en volume ne modifient pas ces ordres d'importance. Signalons que, d'après MIDDLETON et CHITTY (1937), la Renouée des Oiseaux occupe à elle seule 59 p. 100 du volume des graines de plantes adventices ; d'après PULLIAINEN (1965) *Galeopsis* en occupe 83 p. 100 ; d'après WESTERSKOV (Canada, 1966) le *Galeopsis* et la Renouée Liseron en occupent 66 p. 100. Sur l'ensemble de l'année les onze premières espèces citées dans le tableau 8 représentent d'après BRULL (1965) 77 p. 100 du volume total de « mauvaises » graines, les Renouées et le Chénopode 44,3 p. 100 du volume total de nourriture.

Tels sont les résultats. Les interprétations sont des plus difficiles à donner. La question qui nous préoccupe est celle-ci : la perdrix effectue-t-elle un choix dans sa nourriture? On pourrait fournir une réponse à cette question si des études poussées avaient été faites, malheureusement aucun auteur, comme nous allons le voir, n'est bien convaincant.

MIDDLETON et CHITTY (1937) font remarquer que *P. aviculare* et *P. convolvulus* sont deux des mauvaises herbes les plus répandues dans les chaumes d'automne *dans toute l'Angleterre.*

WESTERSKOV (1966) signale que dans le « parkland » de trembles qui constitue la *frange nord des Grandes Plaines du Canada* dans laquelle est située son aire d'étude, il y a quelques 230 espèces de mauvaises herbes. De celles-ci seulement 3 (*Galeopsis tetrahit* 19 p. 100, *Polygonum convolvulus* 6,8 p. 100, *Chenopodium album* 3,5 p. 100 du volume total de nourriture en octobre) sont mangées par les perdrix en quantité remarquable et 17 autres en très petites quantités. Or, d'autres mauvaises herbes sont aussi communes dans la région que les trois premières citées et n'en sont pas pour autant consommées par les perdrix. WESTERSKOV conclut qu'il y a une sélection « évidente ».

HAMMER *et al.*, ont trouvé une majorité de grains de céréales et de plantes adventices dans les jabots de Perdrix originaires d'une zone de dunes ; par contre, d'autres perdrix avaient des contenus de jabots qui reflétaient exclusivement les communautés végétales naturelles parmi lesquelles elles vivaient.

Avec PULLIAINEN (1965) on arrive à l'étude la plus poussée (relativement) qui a été faite à ce sujet. Il a comparé l'ordre décroissant d'importance en volume des graines dans les jabots-estomacs récoltés en automne dans son aire d'étude (liste de gauche ci-dessous), à l'ordre décroissant d'importance en poids des graines folles dans les récoltes de céréales de printemps en automne dans une *région voisine de l'aire d'étude* (liste de droite ci-dessous, poids non indiqués).

Graines trouvées *dans les jabots et estomacs* classées par ordre décroissant de volumes (exprimés en pourcentages)		Graines récoltées *dans les cultures* classées par ordre décroissant de poids (non indiqués par l'auteur)
Galeopsis sp.	36,7	*Chenopodium album*
Spergula arvensis	2,9	*Spergula arvensis*
Polygonum aviculare	0,7	*Galopsis* sp.
Chenopodium album	0,5	*Stellaria media*
		Raphanus sp.
Polygonum convolvulus	0,5	*Polygonum lapathipholium*

PULLIAINEN met en avant la différence entre ces deux classements et la différence entre le nombre d'espèces de graines consommées (18) et le nombre d'espèces de *mauvaises herbes* dans l'habitat de la Perdrix (64), pour conclure aussi à la sélection. Faisons remarquer cependant, avec l'auteur, que le classement de gauche a été établi en 1964 et celui de droite en 1963. Or ce dernier varie d'une année à l'autre.

TABLEAU 10

Composition de la nourriture en graines de plantes adventices chez l'adulte d'après les fréquences de présence, principalement en automne, suivant les pays

En Hongrie sont citées en outre : *Hibiscus trionum* L. (3,5 p. 100 ; Malvacées), *Portulaca oleracea* L. (3,2 ; Portulacées), *Chenopodium ficifolium* SM (3,2 ; Salsolacées), *Amaranthus albus* L. (2,9 ; Salso.), *Adonis aestivalis* L. (2,9 ; Renonculacées), *Chenopodium hybridum* (2,7 ; Salso.), *Digitaria ischaemum* (SCHREB.) (2,7 ; Graminées), *Ajuga Chamaepitys* (SCHREB.) (Labiées ; 1,9), *Solanum nigrum* L. (1,9 ; Solanées), *Reseda lutea* L. (1,9 ; Résédacées), *Corispermum canescens* KIT. (Salso. ; 1,9), *Amaranthus silvester* (DESF.) (1,6 ; Salso.), *Sanguisorba minor* (*Scop.*) (1,6 ; Rosacées).

Pays	Grande-Bretagne	France	Hongrie	Tchécoslovaquie	Finlande	Danemark	Allemagne	U.S.A.	U.S.A.	Grande-Bretagne
Auteur	MIDDLETON et CHITTY	LEBEURIER	VERTSE *et al.*	JANDA	PULLIAINEN	HAMMER *et al.*	BRÜLL	YEATTER	KELSO	CAMPBELL
Année de la publication	1937	1958	1952	1956	1965	1960	1960	1934	1932	1936-1937
Mois	X-XI	IX-X-XI	IX-X-XI	IX-X-XI	X			IX-X-XI		IX-X
Nombre de perdrix	175	59	375	239	110	159	193	29	80	20
Fréquence min. *x* en %	3	8,9	1,4	2,2	4,3	(3,3)	(2,7)	(20)	(6,5)	(26)
Fréquences en %										
Polygonum aviculare L. (Polygonées) Renouée des oiseaux	54,9	36,1	24,3	8,4	7	10	+	6,8	+	+
Polygonum convolvulus L. (Polygonées) Renouée Liseron	35,4	+	18,9	30,1	5	21	17,6	24,2	30	20
Chenopodium album L. (Salsolacées) Ansérine	6,3	+	30,1	8,4	6	8	8,6	13,8	+	+
Polygonum lapathifolium (Polygonées) Renouée à feuilles de Patience	+	+	4	5	6	14	4,3			
Poa sp. (Graminées)		37,3				9				
P. annua L.	17,7			+			9,2			+
P. pratensis L. Pâturin			+							
Atriplex hastata L. (Salsolacées)		22				sp 3	sp +			
A. patula L.	33,7		+							
A. hortensis L. Arroche				+						
Galeopsis sp. (Labiées)					58					
G. tetrahit L.	+			2,9			4			

TABLEAU 10 (*suite*)

Pays	Grande-Bretagne	France	Hongrie	Tchécoslovaquie	Finlande	Danemark	Allemagne	U.S.A.	U.S.A.	Grande-Bretagne
Auteur	MIDDELTON et CHITTY	LEBEURIER	VERTSE *et al.*,	JANDA	PULLIAINEN	HAMMER *et al.*,	BRÜLL	YEATTER	KELSO	CAMPBELL
Année de la publication	1937	1958	1952	1956	1965	1960	1960	1934	1932	1936-1937
Mois	X-XI	IX-X-XI	IX-X-XI	IX-X-XI	X			IX-X-XI		IX-X
Nombre de perdrix	175	59	375	239	110	159	193	29	80	20
Fréquence min. x en %	3	8,9	1,4	2,2	4,3	(3,3)	(2,7)	(20)	(6,5)	(26)
Fréquences en %										
Stellaria media CYRILL. (Caryoph.) Mouron des oiseaux	+	10,2		3,4	+	18	6,1			
Spergula nodosa (Caryophyllées)		+								
S. arvensis L. Spargoute	+				34	13	4,6			
Vicia sp. (Papilionacées)		13,5					2,7			
V. hirsuta KOCH Vesce			+	+						
Polygonum persicaria L. (Polyg.) Persicaire (Pied rouge)		21,3	1,9	+		7		+	+	+
Viola tricolor L. (Violariées) Pensée	+		+	+	7		4,3			
Sonchus arvensis L. (Composées)				3,9						
S. asper ALL. Laiteron	+		1,9							
Sinapis arvensis L. (Crucifères) Moutarde des champs	5,1		1,6	+						
Setaria viridis P.B (Graminées)			21,1	4,6			+	31	21,2	
Cerastium sp. (Caryophyllées)		30,5				6	7,1		+	
C. vulgatum G.G	9,7									
Molinia caerulea MOENCH (Gram.)		10,2	5,3							

TABLEAU 10 *(suite)*

Pays	Grande-Bretagne	France	Hongrie	Tchécoslovaquie	Finlande	Danemark	Allemagne	U.S.A.	U.S.A.	Grande-Bretagne
Auteur	MIDDLETON et CHITTY	LEBEURIER	VERTSE *et al.,*	JANDA	PULLIAINEN	HAMMER *et al.*	BRÜLL	YEATTER	KELSO	CAMPBELL
Année de la publication	1937	1958	1952	1956	1965	1960	1960	1934	1932	1936-1937
Mois	X-XI	IX-X-XI	IX-X-XI	IX-X-XI	X			IX-X-XI		IX-X
Nombre de perdrix	175	59	375	239	110	159	193	29	80	20
Fréquences min. x en %	3	8,9	1,4	2,2	4,3	(3,3)	(2,7)	(20)	(6,5)	(26)
Fréquences en %										
Crepis virens L. (Composées)		13,6								
C. biennis L.				+						
Setaria glauca P.B (Graminées)			10,7	+				31	21,2	
Fumaria sp. (Crucifères)		11,9								
F. officinalis L.				+						
Rubus sp. (Rosacées)		10,2								
R. caesius L.			4,3							
Centaurea pannonica (Composées)			4,5				sp +			
C. scabiosa L.				+						
Digitaria sanguinalis SCOP. (Gram.)			11,2							
Amaranthus retroflexus L. (Salsol.)			10,7							
Echinochloa crusgalli P.B (Gram.)			8,5					6,8		
Diplotaxis muralis D.C (Crucif.)			7,2							
Avena fatua L. (Graminées)				10,9						
Papaver somniferum L. (Papaveracées)				2,5						
Chenopodium glaucum L. (Salsolacées)					6					
Ambrosia artemisiifolia et *A. elatior*								68,9	43,7	
Syntherisma villosa								20		
Madia racemosa									5	
Alopecurus myosuroides HUDS (Gram.)										60

La remarque que l'on peut faire pour les trois exemples précédents c'est que l'aire d'étude de la flore est soit différente de l'aire d'étude des perdrix, soit trop grande par rapport à celle-ci. Il en résulte que le *nombre* d'espèces trouvées croît avec la *surface* et la *variété* des terrains étudiés.

Il y a là, croyons-nous, un point important à souligner : c'est celui de la nature du terrain. Chacun sait que c'est celle-ci qui va déterminer l'existence de telle ou telle espèce de plante. A ce propos, il est intéressant de constater que *Polygonum aviculare*, *P. convolvulus* et *Chenopodium album* sont des plantes de tous terrains, calcaires comme siliceux (GUYOT et GUILLEMAT).

On retrouve ces plantes dans tous les échantillons du tableau 10. Par contre, des plantes uniquement de terrain sablonneux humide telles que le Panic pied-de-coq (*Echinochloa crus-galli*), surtout de terrain sablonneux comme *Cerastium triviale* et *Setaria viridis*, siliceuses-préférentes comme *Spergula arvensis* et *Digitaria sanguinalis* ou encore caractéristique des mulls actifs et neutrophile-exigeante comme *Galeopsis tetrahit*, ne sont, elles, fréquentes que dans quelques échantillons.

Il n'en reste pas moins vrai que ce sont toutes des plantes adventices des cultures, et ce n'est sans doute pas un hasard si l'Ambroisie (*Ambrosia artemisiifolia* et *A. elatior*) adventice spécifique à l'Amérique du Nord (avant son introduction en Europe) est la plus fréquente dans les échantillons originaires des États-Unis. Il nous semble que, si choix il y a, il porte plutôt sur le degré d'activité culturale d'une zone (cultures céréalières, pâtures, fourrages) (MURTHA 1967) plutôt que sur le choix de telle ou telle plante.

Enfin on peut, sur le plan de la nutrition se poser la question de savoir si certaines graines sont assimilées, donc utiles effectivement à la Perdrix. Par exemple HAMMER *et al.* (1958) ont montré que, chez le Faisan, certaines graines (en particulier : *Polygonum*, Plantain lancéolé, Trèfle, Luzerne, Oseille, Stellaire et Renoncule) se retrouvaient dans les excreta sans avoir perdu leur pouvoir germinatif. Cependant, seulement une faible quantité de celles-ci traverse l'intestin sans être attaquée et cela ne se produit que si les oiseaux ont ingéré de grandes quantités de graines.

II. — VARIATIONS AU COURS DE L'ANNÉE

Le travail des Hongrois VERTSE *et al.*, (1952) donne le plus de détails sur la variation de la consommation de graines au cours de l'année. Nous avons calculé les fréquences (en pourcentages) pour toutes les périodes de l'année (sauf juin : 15 perdrix et juillet : 5 perdrix).

Le tableau 11 montre que des graines telles que celles de *P. aviculare*, *P. convolvulus*, *Chenopodium album* ou *Adonis aestivalis* sont consommées tout au long de l'année (en bas du tableau).

Par contre, certaines espèces ne sont consommées qu'en avril-mai-juin, ce sont : *Stellaria media*, *Lamium amplexicaule* et *Holosteum umbellatum* surtout.

Le tableau 11 montre que la Perdrix mange les graines au fur et à mesure de leur apparition. Les plantes qui commencent à fleurir en mars ont des graines qui sont mangées en mars-avril ou mai ; celles qui commencent à fleurir en mai-juin ont leurs graines consommées en août et plus tard ; et enfin celles qui commencent à fleurir en juillet ont leurs graines ingurgitées en septembre-octobre-novembre. Cette liaison entre date-durée de floraison et la consommation de graines a été soulignée aussi par KLEBENOW et GRAY (1968) dans le cas du Tétras centrocerque américain.

Mais, si la consommation de graines est fonction de leur *apparition* elle l'est aussi de leur *disparition*. Ainsi SHIELDS et DUNCAN (1966) ont montré que la germination précoce en automne-hiver (du fait de l'humidité) des graines d'*Erodium botrys* avait fait passer leur présence dans les jabots des Colins de Californie (*Lophortyx californica*) de 50 p. 100 à 6 p. 100. Il semble ne pas faire de doute qu'il en est de même pour *Perdix perdix*, si l'on se reporte au cas des grains de céréales canadiennes conservées par le froid tout au long de l'hiver et consommées en conséquence (WESTERSKOV 1966).

Quantité de nourriture prélevée

Un certain nombre de questions se posent encore. Nous nous bornerons à en évoquer deux. Y-a-t-il une différence entre le régime de la femelle et celui du mâle? Quelle quantité de nourriture la Perdrix prélève-t-elle?

TAB

Évolution de la consommation des graines de mauvaises en fonction des dates de floraison de

Mois	III-IV-V	VIII	IX-X-XI
Nombre de perdrix	57	453	375
Fréquence minimum *x* en %	9,2	1,24	1,4
Stellaria media (L.) VILL.	10,5		
Lamium amplexicaule L.	8,8		
Holosteum umbellatum L.	8,8		
Capsella bursa-pastoris (L.) MED.	(5,3)		
Arenaria serpyllifolia L.	(5,3)		
Setaria viridis (L.) BEAUV.		11,9	21,1
Echinochloa crus-galli (L.) BEAUV.		6,4	8,5
Setaria glauca (L.) BEAUV.		4,8	10,7
Digitaria sanguinalis (L.) SCOP.		4,4	11,2
Portulaca oleracea L.		4,2	3,2
Rubus caesius L.		2,2	4,3
Anagallis arvensis L.		1,8	1
Polygonum persicaria L.		1,8	1,9
Amaranthus retroflexus L.	+	+	10,7
Diplotaxis muralis (L.) DC			7,2
Molinia coerulea (L.) MÖNCH			5,3
Centaurea pannonica (HEUF.) SIMK.		+	4,5
Chenopodium ficifolium SM.			3,2
Amaranthus albus L.	+		2,9
Chenopodium hybridum L.			2,7
Digitaria schaemum (SCHREB.) MÜH.		+	2,7
Ajuga chamaepitys (L.) Schreb.			1,9
Corispermum canescens KIT			1,9
Reseda lutea L.	+	+	1,9
Amaranthus a. silvester (DESF.) TH.		+	1,6
Sanguisorba minor SCOP.			1,6
Hibiscus trionum L.		+	3,5
Solanum nigrum L.		+	1,9
Sinapis arvensis L.		+	1,6
Sonchus asper (L.) HILL.			1,9
Polygonum lapathifolium L.		+	4
Atriplex patula L.			+
Polygonum aviculare L.	12,3	4,6	24,3
Polygonum convulvulus L.	14	14,8	18,9
Chenopodium album L.	13,5	2	30,1
Adonis aestivalis L.	12,3	2	2,9
Stachys annua L.	8,8	2	3,2

LEAU II

(exprimée en fréquence)
herbes en Hongrie,
celles-ci (d'après VERTSE *et al.*, 1952)

XII-I-II 102 5	Dates de floraison (Flores de H. COSTE et P. FOURNIER)			
	toute l'année mars-oct. mars-mai mars-déc.	mai-juil.		
10			juin-oct.	
+				juil-oct.
6			juin-sept.	
				juil-oct.
		mai-oct.		
+			juin-juil.	
		mai-nov.		
+				juil-sept.
11				juil-oct.
		mai-oct.		
				juil-oct.
+				juil-sept.
+				juil-oct.
+				juil-sept.
				juil-oct.
	avril-oct.			
+		mai-sept.		
				juil-oct.
	avril-juin			
6				juil-sept.
			juin-nov.	
		mai-sept.		
			juin-oct.	
+				juil-sept.
8				juil-oct,
16		mai-nov.		
16			juin-oct.	
17			juin-oct.	
6		mai-juil.		
			juil-oct.	

1. *Différences entre les régimes liées au sexe.*

PULLIAINEN (1965) a étudié séparément les échantillons de jabots-estomacs provenant des coqs et ceux provenant des poules. L'analyse pondérale, en automne, des différents constituants de la nourriture trouvée dans ces jabots-estomacs (graines de céréales et graines de plantes adventices prises espèce par espèce, feuillage vert et matière animale) montre qu'il n'existe aucune différence significative entre les régimes alimentaires des deux sexes.

2. *Quantité de nourriture prélevée.*

Dans tous nos tableaux nous n'avons fait figurer que des pourcentages. Mais quelle quantité ou quel volume de nourriture un jabot représente-t-il et quelle est la quantité de nourriture prélevée?

— A la première question on ne peut répondre qu'en donnant des moyennes ou des extrêmes qui ne nous renseignent pas en réalité sur la quantité de nourriture prélevée journellement, puisque d'une part le jabot n'est presque jamais entièrement plein, et que d'autre part il peut se remplir plusieurs fois dans la journée.

MIDDLETON et CHITTY (1937) ont trouvé un *volume moyen de nourriture sèche* par jabot de 2,85 cm^3 en septembre (177 jabots) et 6,22 cm^3 de décembre à mai (46 jabots). PULLIAINEN (1965) trouve un chiffre très voisin pour le mois d'octobre : 2,89 cm^3 (349,452 cm^3 : 121) et pour la seule région d'Ostrobothnie. Il trouve en outre un *poids sec moyen* par jabot de 2,601 g (140 ou 152 jabots, si l'on compte les jabots vides?). Il compare ce chiffre aux 2,1 g trouvés par JANDA (1956). Malheureusement ce chiffre concerne les graviers (« Gastrolithenmasse ») trouvés dans les jabots et non la nourriture!

Le *jabot frais* le plus lourd que MIDDLETON et CHITTY ont trouvé pesait 18,3 g (septembre). WESTERSKOV (1966) au Canada a trouvé en décembre un jabot atteignant le poids de 25 g, d'autres de 18 g et 22,2 g.

— Si nous voulons avoir une idée de la quantité de nourriture fraîche prélevée il nous faut nous référer aux *études faites en parcs d'élevage*, ou d'après les *distributions de nourriture à partir de points fixes dans la nature* (tabl. 12).

TABLEAU 12

Quantité de nourriture consommée (en grammes par jour et par perdrix adulte) *suivant le type de mesure et les auteurs, en hiver* (surtout grains)

Distribution de nourriture en nature		Expérimentation en parc d'élevage				
Wisconsin HAWKINS 1937 hiver	Yougoslavie BELJANSKI 1960 hiver	Grande-Bretagne MIDDLETON et CHITTY 1937 oct-mars	Wisconsin MAC CAKE et HAWKINS 1946 nov-fév	Tchécoslovaquie JANDA et FISER 1960 janv-avril		
				lot 1	lot 2	lot 3
65	80	25-30	74,9	50	60	75

a) Ces dernières sont le plus sujettes à caution. Cependant, elles donnent des résultats du même ordre de grandeur que ceux des premières. HAWKINS [1] (1937) a trouvé de cette manière

[1] Dans le Wisconsin.

que les perdrix sauvages en hiver consommaient environ 65 g de grains et (ou) de graines par oiseau et par jour (1 livre par oiseau et par semaine). BELJANSKI (1960), en Yougoslavie donne un chiffre de 80 g par oiseau et par jour au cours d'hivers rigoureux (40 g de grains de blé, 20 g de betterave et 20 g de feuilles vertes).

b) Les expérimentations qui suivent ont toutes été réalisées dans des parcs d'élevage soumis aux variations de la température extérieure en hiver et avec des oiseaux nourris artificiellement.

Entre le mois d'octobre et le mois de mars MIDDLETON et CHITTY, en Angleterre, ont trouvé une consommation journalière moyenne de grains et de graines de 24 g par oiseau (la quantité d'herbe et de feuilles vertes ingérée n'a pas été mesurée). Et ceci pour 66 journées-oiseaux. Par contre MAC CABE et HAWKINS (1946), dans le Wisconsin, ont établi une consommation de 74,9 g de grains par oiseau et par jour (novembre à février).

Enfin JANDA et FISER (1960), en Tchécoslovaquie, ont mesuré la consommation de nourriture dans 3 lots de 50 oiseaux (avec prélèvement de 1 couple dans chaque lot toutes les 3 semaines entre le 14 janvier et le 14 avril à fins d'autopsie) soumis à 3 types de nourriture différentes

TABLEAU 13

Composition des régimes offerts à trois lots de perdrix avec les doses et les consommations extrêmes (en g) *par jour et par perdrix* (JANDA et FISER, 1960)

Lot	Composition de la nourriture	Dose journalière par perdrix (en g)	Consommations extrêmes par jour et par perdrix (en g)
1	Mélange pour oiseau (grain)	50	45-62
	Chou vert ou carotte (donné seulement de temps en temps)	10-20	
2	Mélange pour oiseau	50	63-82
	Chou vert	10-20	
	Blé concassé avec mélange albumineux pour poussin (1 : 1)	20	
3	Blé	30	58-66
	Mélange albumineux pour poussin, pommes de terre cuites, carotte crue, os broyés, chou vert (en mélange)	30	

(voir tabl. 13). Au bout de la première semaine (fig. 5) la consommation moyenne par jour et par oiseau était de 35 à 38 g ; après une brusque augmentation la deuxième semaine, à partir de la troisième semaine les chiffres oscillent autour de 50 g pour le lot 1, 60 g pour le lot 3 et 75 g pour le lot 2. Nous tirons ces renseignements du graphique de la figure 5, donnée par les auteurs, mais nous ne pouvons poursuivre notre analyse faute des données numériques précises et de leur traitement statistique.

De tout cela on peut déduire un ordre de grandeur de la consommation de nourriture (essentiellement grains et graines) artificielle par jour et par oiseau qui varie de 25 à 30 g (MIDDLETON et CHITTY) compte tenu de la nourriture verte à 75-80 g (BELJANSKI, JANDA et FISER) comme le montre le tableau 12.

Il semble qu'interviennent comme facteurs de consommation : la rigueur de l'hiver (augmentant la consommation) et le type de nourriture offerte (valeur alimentaire).

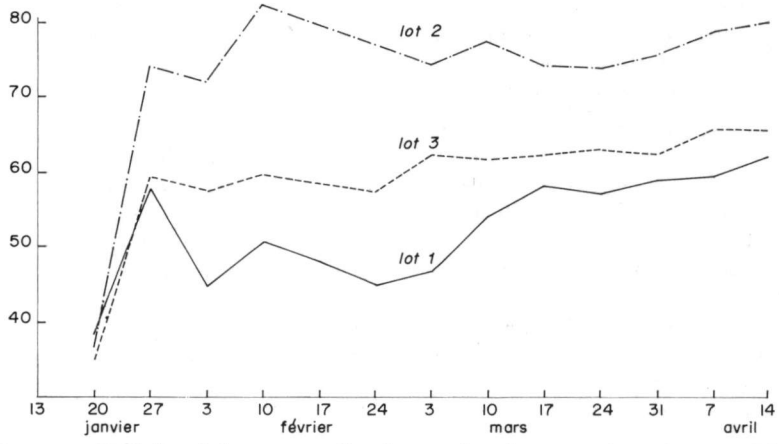


FIG. 5. — *Variation de la consommation de nourriture* (en g par jour et par perdrix) *en fonction du régime et de la date* (voir tabl. 13) (JANDA et FISER, 1960)

CONCLUSIONS

En conclusion, nous pouvons reprendre les deux questions fondamentales que nous nous sommes posées au cours de cet exposé bibliographique et essayer d'y répondre.

Que mange la Perdrix grise compte tenu de ce que nous trouvons dans les jabots-estomacs ?

On peut à ce propos citer, en le paraphrasant, ce que Paul GÉROUDET dit de la nourriture des Perdrix adultes.

« Elles mangent... des insectes (fourmis surtout), des araignées, des vers, des mollusques. » Nous préciserons qu'aux fourmis (les adultes et les cocons) il faut ajouter les Orthoptères (g. *Stenobothrus* en particulier) et les Coléoptères (surtout les *Curculionidae*) et qu'aux araignées il faut ajouter les Opilions. Quant aux vers et aux mollusques, ils sont très peu consommés.

« Elles mangent beaucoup de pousses et de feuilles d'herbes... » qui se classent en quatre groupes principaux : des plantes de type Graminées (y compris les céréales), du Trèfle, des Renoncules et différentes plantes adventices.

« Elles mangent des graines de toutes sortes de plantes... » en particulier des céréales (blé, orge, avoine, seigle et maïs).

« Il leur faut une grande quantité de graines de « mauvaises herbes » : renouée, gaillet, plantain, renoncules, etc. » Nous préciserons que l'on trouve dans les jabots-estomacs surtout la Renouée des Oiseaux, la Vrillée sauvage et l'Ansérine ainsi que différentes autres graines folles.

Signalons enfin l'importante différence entre la nourriture du poussin d'une part et celle du jeune et de l'adulte d'autre part : la nourriture du poussin est essentiellement animale, avec surtout des larves de *Curculionidae* et de Lépidoptères et des adultes de Coléoptères et d'Homoptères ; les Fourmis (adultes et cocons) n'ont qu'un rôle épisodique. La nourriture du jeune et surtout de l'adulte est presque entièrement végétale.

La Perdrix grise effectue-t-elle un choix dans sa nourriture?

Nous avons vu combien il était difficile de répondre à cette question. On peut cependant dire que, d'une manière générale, la Perdrix adulte mange ce qui lui est disponible. Cependant il n'est pas impossible qu'elle effectue un choix en faveur des grains et, parmi les grains, en faveur du blé et de l'orge par rapport à l'avoine par exemple, ou encore en faveur des trois types de graines

citées plus haut. Apportons sur cette question le témoignage de MIDDLETON et CHITTY (1937) : « Il est clair que chaque fois que les graines et le grain sont disponibles en quantité, les perdrix montrent une préférence particulière pour eux. La grande proportion de nourriture verte mangée en hiver et au printemps est, quasi certainement, due au fait qu'il y a peu d'autres choses de disponible, plutôt qu'à une quelconque préférence de la part des oiseaux. »

Enfin il ne semble pas douteux qu'il y ait un « choix » (qui se traduit peut-être par une incapacité physique ou physiologique de prélèvement ou d'absorption ou encore par un besoin nutritionnel spécial) de la part du poussin vis-à-vis de la nourriture animale par rapport à la nourriture végétale.

Reçu pour publication en octobre 1969.

SUMMARY

ALIMENTARY DIET OF THE GREY PARTRIDGE ACCORDING TO THE CROPS AND STOMACS CONTENTS

The bibliographic study relates to the alimentary diet of the grey Partridge established by means of the crops and stomacs contents analysis. This study method is criticized from a point of view of the obtained informations value, from the sampling point of view, from the analysis technic point of view and from the expression of the results.

The part of the vegetable food becomes more and more important with age (10-30 p. 100 for chick, 65 p. 100 for young, 85 p. 100 for adult). The change in favor of the vegetable food which happens during the third and fourth weeks seems to occur independantly of insects disponibility (figs. 2 and 3).

The animal food type for chick seems to be linked with the culture type in which its lives (*Phytonomus* larvae and *Sminthurus viridis* adults associated with fodder leguminous plants). Lepidoptera larvae fill an important volume (15 p. 100) and are frequently observed. The role of ant cocoons varies in frequency according to authors, less in volume. Their importance in volume is overestimated by the mere fact of a greatest disponibility than those of other less concentrated food sources (tables 1 and 2).

The alimentary diet fo the adult follows an annual cycle, associated with those of the agricultural works, vegetation and climate. In winter and spring green foliage predominates, in summer and autumn grains and seeds. The animal food reaches its maximum during summer (table 4 and figure 4).

The animal food for adults is represented by three principal insect orders (Orthoptera, Hymenoptera, Coleoptera) and by other arthropods. English authors emphasize the importance in volume of ants and their cocoons. JANDA signals the glabrous aspect of eaten insects and the inefficacy of their maladorous glands facing the repulsion of the Partridge (Table 6).

In green vegetable food, four groups of determinable plants can be found : plants of graminaceous type, clover, ranunculus and different weeds (table 7).

Grains are consumed at date varying with those of sowing and harvesting. If « supply » is limited, the partridge consumes what is available. If the different types of grains are present it seems to prefer wheat and barley rather than oats (tables 8 and 9).

Among weed grains, three are very frequently eaten in all the european countries considered : *Polygonum aviculare*, *Polygonum convolvulus*, and *Chenopodium album*. Eleven other species or genera are common in three of the five european countries. The selectivity of the Partridge does not seem to be sufficiently established for lack of informations on the plants real distribution in the sites where partridges are studied. The soil nature which determines the presence or absence of a plant, could explain the generalization or the occasional frequency of a vegetable species in the regional samples of Partridges. The question concerning the assimilable part of grain is set. The partridge eats the grains as soon as they appear in the nature (tables 10 and 11).

There is no significant difference between the alimentary diet with regard to the sex (Finland).

The mean volume of dry food per crop during september-october reaches approximatively 2,9 cm^3 (England and Finland). The fresh weight of a crop may reach 20 g. (England, Canada). The daily consumption per partridge (grains principaly) in winter fluctuates from 30 to 80 g (fresh weight) according to the mesuring type and authors, but also undoubtedly with regard to the climate and the food type artificially offered (tables 12 and 13, fig. 5).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BEHNKE H., 1964. *Hege, Aufzucht und Aussetzen von Fasanen und Rebhühnern.* Hamburg und Berlin (cité par PULLIAINEN).

BELJANSKI B., 1960. Winter food and wintering of partridges. *Vojvodjanski lovac.*, **6**, 171-173 (cité par WESTERSKOV).

BIRKAN M. G., 1965. *Méthodes d'étude des populations de Gallinacés.* 38 p. dactyl. Lab. Écologie Éc. norm. sup., Paris.

BRÜLL H., 1960. Der derzeitige Stand subtiler Äsungstudien des Flugwildes. *Int. Un. Game Biol., Trans. 4th Congr.*, Arnhem/Oosterbeek 1959, Meded., 50, Itbon, 18-31.

BRÜLL H., 1965. Grundsätzliches zur Niederwildhege. *Wild und Hund*, **68** (14-17), 305-306, 309, 329-330, 333, 357-359, 385-387 (cité dans Internat. Biblio. Wild. *Mgmt*, Praha, 1965, p. 24-25).

BRÜLL H., LINDEMANN W., 1954. Der derzeitige Stand unserer Kenntnis vom Leben Rebhuns. *Dtsch. J. Zeitung*, **103**, 253-255, 276-279, 301-303, 335-338 (cité par PULLIAINEN).

BUBENIK A., 1959. Das Rebhuhn. In : *Grundlagen der Wildernährung*, 91-109. Deutscher Bauernverlag, Berlin.

BUMP G., Darrow R. W., EDMINSTER F. C., CRISSEY W. F., 1947. *The Ruffed Grouse.* New York State Conserv. Dpt, pp. 916.

BUREAU L., 1911. L'âge des Perdrix. I. La Perdrix grise. *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest*, **3**, 1-124.

CAMPBELL J. W., 1936-1937. On the food of some british birds. *British Birds*, **30**, 209-218.

CHAPPELLIER A., 1940. *Le régime alimentaire des oiseaux. Propositions sur les méthodes de travail*, 10 p. dactyl. (non publié).

COLLINGE W. E., 1924-1927. Partridge. In : *the food of some british wild birds*, York, 292.

COLLINGE W. E., 1938. Food of the partridge. *Nature*, **141**, 834 (cité par FORD, CHITTY et MIDDLETON).

CSIKI E., 1912. Die Insektennahrung des Rebhuhns (*Perdix perdix* L.). *Aquila*, **19**, 202-209.

DAVISON V. E., 1940. A field method of analysing game bird foods. *J. Wildl. Mgmt.*, **4**, 105-116.

FIGALA J., 1958. Prispevek k poznani rustu a operovani nasich bazantovitych. *Sylvia*, **15**, 119-149 (cité par JANDA).

FORD J., CHITTY H., MIDDLETON A. D., 1938. The food of Partridge chicks, *Perdix perdix*, in Great Britain. *J. animal Ecol.*, **7**, 251-265.

GÉROUDET P., ROBERT P. A., 1947. La Perdrix grise. In : *Les Rapaces, les Colombins et les Gallinacés*, 250-253. Delachaux et Niestlé.

GUYOT L., GUILLEMAT J., 1962. *Semences et plantules des principales mauvaises herbes*, 95 p. ACTA, Paris.

HAMMER M., KÖIE M., SPARCK R., 1955. Investigations on the food of Partridges, Pheasants and Black Grouse in Denmark. 24 p. *Danske Vildtundersögelser*, Published in English in : *Danish Rev. Game Biol.*, **3**, 183-208, 1958.

HAWKINS A. S., 1937. Winter feeding at Faville Grove, 1935-1937. *J. Wildl. Mgmt.*, **1**, 62-69.

IHNEN K., 1927. Bewegungsmechanismus, Fütterungs — und Entleer ungszeiten des Kropfes bei Huhn und Taube. *Fortschr. Landwirtsch.*, **2**, 797-798 (cité par WESTERSKOV).

JANDA J., 1956. Die Nahrung des erwachsenen Rebhuhns (*Perdix perdix* L.) in der Tschechoslowakei. *Acta Soc. Zool. Bohemosl.*, **20**, 147-161.

JANDA J., 1959. Zur Ernährung der jungen Rebhühner (*Perdix perdix* L.). *Zool. Listy*, **8**, 377-383.

JANDA J., 1966. Natural foods of grey Partridge *Perdix perdix* LINNÉ in nature. Symposium on partridge. *For. Game Mgmt. Res. Institute*, Prague, 93-99.

JANDA J., FISER Z., 1960. Beitrag zum Studium des Einflusses langfristiger Einkammerung auf den Körperzustand der Rebhühnner. *Práce výzkumných ústavu lesnických* C. S. S. R., **20**, 45-66.

JENKINS D., 1961. Social behaviour in the partridge *Perdix perdix*. *Ibis*, **103** *a*, 155-188.

KELSO L., 1932. A note on the food of the Hungarian Partridge. *Auk*, **49**, 204-207.

KHANEMEDOV A. I., 1962. Ecology of the Hungarian Partridge in N.E. parts of Azerbaydjan (Russian). *Izv. Akad. nauk S. S. R. Azerbaidzhanskoi Ser. Biol. i Medic. Nauk*, **1**, 39-51 (cité par PULLIAINEN).

KLEBENOW D. A., GRAY G. M., 1968. Food habits of a Juvenile Sage Grouse. *J. Range Mgmt*, **21**, 80-83.

LEBEURIER E., 1958. Du régime de la Perdrix grise *Perdix perdix armoricana* HARTERT dans le Finistère. *L'Oiseau et R. F. O.*, **28**, 213-227, 300-308.

LEFFINGWELL A. M., 1931. Food habits of some game birds of the Pacific Northwest (a preliminary report). *Northwest Sci.*, **5**, 7-9 (cité par YEATTER).

LINDEMANN W., 1954. Die Verminderung des Kartoffelkäferbefalls durch die Rebhühner in Schwarzenfeld. *Oberpfalz. Anz. Schadlingskde*, Berlin, **9**, 138 (cité par VERTSE, ZSAK et KASZAB).

Losy J., 1903 Positiv adatok a fogoly (*Perdix p.* L.) eletmodjahoz. *Aquila,* 221-250.

Mac Cabe R., Hawkins A. S., 1946. The Hungarian Partridge in Wisconsin. *Amer. Midl. Nat.,* **36**, 1-75.

Martin A. C., Gensch R. H., Brown C. P., 1946. Alternative methods in upland game bird food analysis. *J. Wild. Mgmt.,* **10**, 8-12.

Middleton A. D., Chitty H., 1937. The food of adult partridges *Perdix perdix* and *Alectoris rufa,* in Great Britain. *J. animal Ecol.,* **6**, 322-336.

Murtha P. A., 1967. Air photo surveillance of hungarian partridge habitat change. *J. Wild. Mgmt.,* **31**, 366-369.

Nestler R. B., 1939. Feeding requirements of Gallinaceous Upland Game Birds. *Yearbook of Agriculture,* 893-924.

Penot J., 1950. *Les Perdrix de France.* Crépin-Leblond, Paris, 111 p.

Porter R. D., 1955. The Hungarian partridge in Utah. *J. Wildl. Mgmt.,* **19**, 93-109.

Pulliainen E., 1965. Studies on the weight, food and feeding behaviour of the partridge (*Perdix perdix* L.) in Finland. *Ann. Acad. Sci. fenn.,* A., **4** (93), 1-76.

Pulliainen E., 1966. Food habits of the partridge (*Perdix perdix*) in autumn and winter. *Suomen Riista,* **18**, 117-132.

Pulliainen E., 1968. On the spring food of the partridge (*Perdix perdix* L.) in Ostrobothnia, Western Finland. *Suomen Riista,* **20**, 94-101.

Shields P. W., Duncan Don A., 1966. Fall and Winter food of California Quail in dry years. *Calif. Fish Game,* **52**, 275-282.

Thaisz L., 1912. Über den wirtschaftlichen Nutsen des Rebhuhns. *Perdix perdix* (L.). Erster Bericht. Vegetabilische Nahrung des Rebhuhns. *Aquila,* **19**, 166-201.

Van Koersveld E., 1951. Difficulties in stomach analysis. *Proc. Xth internation. Ornith. Congr.,* Uppsala 1950, 592-594.

Vertse A., Zsak Z., Kaszab Z., 1952. Food and agricultural importance of the Partridge (*Perdix perdix* L.) in Hungary. *Aquila,* **59-62**, 13-68.

Westerskov K., 1965. Winter ecology of the partridge (*Perdix perdix*) in the Canadian prairie. *Proc. N. Zeal. Ecol. Soc.,* **12**, 23-30.

Westerskov K., 1966. Winter food and feeding habits of the partridge (*Perdix perdix*) in the Canadian Prairie. *Canad. J. Zool.,* **44**, 303-322.

Yeatter R. E., 1934. The hungarian Partridge in the great Lakes Region. *Univ. Mich. School For. Cons., Bull.,* **5**, 1-92.

Ann. Zool. Écol. anim., 1970, **2** (1), 155.

CHRONIQUE DES LIVRES

KÜHNELT W. — ÉCOLOGIE GÉNÉRALE, CONCERNANT PARTICULIÈREMENT LE RÈGNE ANIMAL. — Paris, Masson, Coll. « Précis de Sciences biologiques », 1969, 360 p.

Dans le présent ouvrage, l'auteur, après avoir fait l'historique du lent cheminement de la notion d'écologie, démonte les mécanismes qui commandent les relations entre les êtres vivants, et entre ceux-ci et le milieu anorganique.

Il envisage tous les types de relations actuellement connus et, à l'aide d'exemples clairs et précis, il démontre l'importance de tous les facteurs organiques et anorganiques dans le déroulement de la vie des espèces et des individus. La démonstration est étayée par des tableaux dichotomiques de détermination écologique qui permettent d'inclure, dans un petit nombre de formules claires, la totalité des êtres vivants.

Les grandes divisions de l'ouvrage sont les suivantes :

I. — *Rapports écologiques. Facteurs permettant leur compréhension.*

1° La distribution des organismes dans l'espace. — Généralités. — Les effets restrictifs des facteurs. — Attraction et répulsion des organismes par certains facteurs (effets stimulants des facteurs). — Migration. — Dissémination passive.

2° La distribution des organismes dans le temps.

3° Les particularités des organismes en corrélation avec les conditions du milieu. — Effets transformateurs des facteurs. — Types biologiques.

II. — *Les relations entre organismes d'une même espèce ou d'espèces différentes.*

4° Relations entre organismes d'une même espèce.

5° Relations entre deux espèces différentes.

6° Relations entre espèces différentes.

7° Communautés biologiques.

8° Transformations des écosystèmes. — Conclusions.

KÖNIG C. — OISEAUX D'EUROPE. — Hatier, Paris, 1968, tomes 1 et 2, 256 + 256 pages ; 136 + 150 photos en couleur.

Cet ouvrage comprend deux volumes richement illustrés de photographies en couleur qui ont le mérite de donner une idée exacte de l'oiseau représenté. Le texte, très clair, fournit les renseignements indispensables à celui qui s'intéresse aux oiseaux sans vouloir approfondir leur étude ; il s'adresse donc à un grand nombre de lecteurs. La seule remarque que l'on puisse faire à son encontre est qu'il ne traite pas également de toutes les espèces. Ainsi, plusieurs oiseaux qui vivent en France et y sont assez répandus comme le Pipit des arbres, ne sont pas décrits avec détails (au surplus ils ne sont pas illustrés) alors que normalement chaque texte descriptif occupe environ une page. Un exposé sur la protection des oiseaux et une étymologie des noms scientifiques constituent des additions intéressantes. En résumé ce livre s'adresse surtout aux débutants qui y trouveront des renseignements biologiques suffisants ainsi qu'une iconographie à la fois utile et remarquable.

NIJVELDT W. — GALL MIDGES OF ECONOMIC IMPORTANCE. VOL. VIII : GALL MIDGES-MISCELLANEOUS. — London, Crosby Lockwood Son Ltd, 1969, 221 p.

Le premier volume de cette série consacrée aux galles, fut publié en 1946 ; il traitait des galles des plantes potagères. Son auteur le Docteur BARNES, continua cette série par six volumes consacrés aux galles des plantes fourragères, des arbres fruitiers, des plantes ornementales, des plantes

forestières, des plantes industrielles diverses (textiles, aromatiques, médicinales) et des céréales. Sa mort soudaine en 1960 vint interrompre la rédaction du huitième volume. Ce dernier vient d'être publié par le Docteur NIJVELT, à l'aide des notes laissées par le Docteur BARNES.

Cet ouvrage comporte deux parties. La première partie est divisée en 3 sections, consacrées aux cécidomies dont les larves sont zoophages et fongivores et à celles dont les larves se nourrissent de certaines mauvaises herbes. Chaque section comporte une introduction et des chapitres où les galles sont répertoriées suivant leur proie ou la plante-hôte attaquée. Pour quelques espèces, des renseignements complémentaires sont donnés : description de l'espèce, synonymie, distribution, biologie, proie ou plante-hôte, ennemis naturels et espèces voisines.

La deuxième partie est consacrée à l'identification des galles basée sur l'anatomie de l'insecte adulte et celle de la larve, la taxonomie, les plantes hôtes et les proies, les types de galles et la biologie des espèces.

L'ouvrage se termine par une abondante liste bibliographique et deux index alphabétiques consacrés, l'un aux galles, l'autre aux plantes-hôtes, proies et ennemis naturels.

STERILE-MALE TECHNIQUE FOR ERADICATION OR CONTROL OF HARMFUL INSECTS. PROCEEDINGS OF A PANEL, VIENNA, 27-31 MAY 1968 ORGANIZED BY THE JOINT FAO/IAEA DIVISION OF ATOMIC ENERGY IN FOOD AND AGRICULTURE. — Vienna, International Atomic Energy, Agency, 1969, 142 p.

Cet ouvrage est le compte rendu d'un symposium consacré à la lutte contre les insectes au moyen de techniques faisant intervenir la stérilisation des mâles. Bien que le concept de stérilisation des mâles soit simple, cette méthode de lutte implique de nombreuses recherches en biologie et en écologie, sur les méthodes de piégeages et d'échantillonnages de populations, avant, pendant et après l'introduction des mâles stériles. Il faut déterminer la dose optimum de radiations nécessaires à la stérilisation, étudier le pouvoir compétitif des mâles irradiés et les méthodes économiques d'élevage, et enfin élaborer les programmes de lutte à grande échelle.

Cette publication débute par le résumé de la conférence, se poursuit par les communications qui ont été faites et se termine par des recommandations destinées à servir de guide à la décision FAO/IAEA et aux autres scientifiques engagés dans cette recherche.

La première partie fait le point de recherches fondamentales sur l'écologie des populations d'insectes migrateurs et sur la prévention des maladies dans les élevages d'insectes ; elle donne une liste d'insectes sur lesquels les résultats de recherche sont disponibles pour la divulgation et l'essai en champ, et une liste d'insectes pour lesquels des recherches fondamentales et appliquées sont nécessaires. Les communications faites lors de la conférence sont publiées dans la seconde partie de l'ouvrage et traitent du programme de lutte contre les insectes dans divers pays au moyen de la stérilité-mâle, de la lutte particulière contre certains déprédateurs (anthonome du cotonnier, hanneton, mouche méditerranéenne des fruits, etc...), enfin de la possibilité d'utilisation d'une nouvelle méthode destinée à la lutte contre les insectes.

INSECT ECOLOGY AND THE STERILE-MALE TECHNIQUE. PROCEEDINGS OF A PANEL ON INSECT ECOLOGY AS RELATED TO CONTROL OF NOXIOUS INSECTS BY THE STERILE MALE TECHNIQUE ORGANIZED BY THE JOINT FAO/IAEA DIVISION OF ATOMIC ENERGY IN FOOD AND AGRICULTURE AND HELD IN VIENNA, 7-11 AUGUST 1967, IAEA. Vienne, 1969, 102 p.

Cet ouvrage présente les comptes rendus des travaux sur l'application des techniques de stérilisation des mâles d'insectes qui font suite à des travaux d'écologie générale et de dynamique de populations.

SOLOMON M. E. — Étude de l'aspect régulateur dans la dynamique d'une population d'insectes.

FÉRON M. — Études sur la mouche méditerranéenne des fruits en Tunisie.

LESKI R. — Études des populations de la mouche de la cerise *Rhagoletis cerasi* L.

MOIZ S. A. — Écologie de *Tryporyza interculas* WALKER dans l'Ouest Pakistan : Études préliminaires.

MAKSIMOVIC M. — Études de la dynamique des populations du Bombyx disparate à l'aide de pièges.

HIGHTOWER B. G. — Dynamique des populations de *Cochliomyia hominivorax* Coquerel et contrôle par la technique de la stérilité mâle.

GEIER P. W. — Modèle démographique de populations en réponse à la méthode de lutte par la stérilisation.

MANIKAS G, BALDWIN W. F. — Stérilisation induite par les radiations dans le contrôle de la mouche de l'olive *Dacus oleae*.

QURESHI Z. A. — Stérilisation des mâles de *Dacus cucurbitae* et *D. zonatus*.

BUTT B. A., STEINER L. F. — Méthode d'estimation de la taille des populations de *Carpocapsa pomonella*, pour le programme d'application de la stérilisation.

RADIOISOTOPES AND IONIZING RADIATIONS IN ENTOMOLOGY. Vol. IV (1966-1967), Vienna, International Atomic Energy agency, Coll. « Bibliographical Series », nº 36, 1969, 805 p.

Cette bibliographie sur l'utilisation des isotopes radioactifs et des radiations ionisantes en entomologie représente le quatrième et probablement dernier volume d'une série consacrée aux publications des années 1950 à 1967.

L'accroissement du nombre des articles traitant de ce sujet est considérable puisque ce nombre était de 1 577 références pour les 11 années écoulées entre 1950 et 1960, et de 1 585 références entre 1961 et 1963, et qu'il est pour ce 4e volume de 1 800 références publiées en deux ans.

Cette bibliographie comporte des résumés importants pour la majorité des références qui sont groupées suivant le plan donné ci-dessous :

1. Isotopes radioactifs.
   - 1. 1. marquage des insectes,
   - 1. 2. physiologie et biochimie des insectes,
   - 1. 3. Écologie,
   - 1. 4. les arthropodes vecteurs de maladies,
   - 1. 5. méthodes chimiques de lutte.
2. Radiations ionisantes.
   - 2. 1. effets cellulaire et génétique,
   - 2. 2. action sur le développement et la physiologie,
   - 2. 3. action des radiations sur les populations,
   - 2. 4. applications.
3. Addendum.
   - 3. 1. techniques,
   - 3. 2. bibliographie et études générales.
4. Tables.
5. Index.
   - 5. 1. Index des insecticides,
   - 5. 2. Index des auteurs,
   - 5. 3. Index matière.
6. Appendice.
   - 6. 1. méthodes de lutte diverses,
   - 6. 2. élevage d'insectes.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 27, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les mémoires seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé:* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusion ;* f) *résumé* destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds les dons...; h) *références bibliographiques.*

Les travaux originaux en anglais doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très *complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les références bibliographiques doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (Dupont et Duval, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de et *al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponible est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des Annales est : 16 × 24 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12,4 photos 9 × 55, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur feuilles séparées et porter les numéros des figures.

Correction des épreuves : les auteurs recevront une épreuve à corriger.

Envoi du manuscrit : M. Biliotti, Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles, France. On demande deux exemplaires.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1970	France	Étranger	Le N°
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 nos par an	125 F	135 F	25 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 4 nos par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 nos par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE ZOOLOGIE - ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 nos par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 nos par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 nos par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 4 nos par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 nos par an	75 F	80 F	25 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 nos par an	100 F	110 F	35 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 2 nos par an	42,90 F	42,90 F	21,45 F
ANNALES D'HYDROBIOLOGIE, 2 nos par an	32,24 F	32,24 F	16,12 F

APIDOLOGIE, 4 nos par an — Abonnement : France : 30 F
Étranger sauf R. F. A. : 35 F

— Le numéro : France : 9F
Étranger sauf R. F. A. : 10 F

PUBLICATIONS NON PÉRIODIQUES

Prix T. T. C.

Recherches d'économie et de sociologie rurales :

N° 1; n° 2 ; le numéro : ..... **10,77 F**

Souscription pour les 4 premiers numéros : ..... **33,66 F**

Recherches vétérinaires :

N° 1; n° 2 ; n° 3 ; le numéro: ..... **21,45 F**

Recherches d'hydrobiologie continentale :

Le n° 1: ..... **16,12 F**

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Essai de classification et de nomenclature des virus, par **H. Lapierre et D. Spire.**

110 p., 1969 ..... **35,00 F**

Deuxième Congrès de l'Union phytopathologique méditerranéenne, Avignon-Antibes, 21-27 septembre 1969.

470 p., 1969 ..... **90,00 F**

Colloque sur les manifestations inflammatoires et tumorales chez les Invertébrés, Versailles, 19 décembre 1967.

134 p., 1969 ..... **40,00 F**

Les techniques de mycologie en pathologie végétale, par **F. Rapilly**

107 p., 1968 ..... **15,00 F**

Applications de l'électricité à la biologie et à l'aménagement des pêches continentales, publié sous la direction de **R. Vibert.**

276 p., 1968 ..... **35,00 F**

Les leucoses animales, par **C. Lombard.**

215 p., 1968 ..... **26,84 F**

Fermentations et vinifications. IIe symposium international d'œnologie tenu à Bordeaux-Cognac, les 13-17 juin 1967.

656 p., 2 volumes, 1968 ..... **68,00 F**

Bases et techniques d'une cartographie des sols, par **M. Jamagne.**

124 p. (dont 3 cartes des sols sous pochette annexe), 1967 ..... **45,00 F**

Carte pédologique de la France à l'échelle du millionième et notice explicative, par **J. Dupuis.**

56 p., 1967 ..... **59,16 F**

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78 - Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.
A Paris, bureau de vente : 11, rue Jean-Nicot, 7e.

TABLE DES MATIÈRES

Madeleine BERTRAN, J.-P. FABRE, P. JOURDHEUIL. — Influence de quelques facteurs sur la dynamique des populations de l'Apion de la Luzerne (*Apion pisi* L.) 5

G. PLANTEVIN, P. NARDON. — Histologie et activité sécrétoire de l'intestin moyen des larves de *Pieris brassicae* et *Galleria mellonella*. Évolution au cours de la mue larvaire et de la nymphose chez *Galleria mellonella* 25

Gilberte GUENNELON, Claude SENDER, F. D'ARCIER, H. AUDEMARD. — Mise au point d'un milieu artificiel pour l'élevage au laboratoire des larves de l'Eudémis de la Vigne, *Lobesia botrana* DEN et SCHIFF (*Lepidoptera Tortricidae*) 51

S. POITOUT, R. BUES. — Élevage de plusieurs espèces de Lépidoptères *Noctuidae* sur milieu artificiel riche et sur milieu artificiel simplifié 79

Note technique

Claude SENDER. — Élevage du Carpocapse des pommes sur un nouveau milieu artificiel non spécifique 93

Mises au point bibliographiques

Ph. GRAMET. — Contribution à l'étude du comportement parental chez les oiseaux 97

M. BIRKAN. — Le régime alimentaire de la perdrix grise d'après les contenus des jabots et des estomacs 121

Chronique des livres 155

CONTENTS

Madeleine BERTRAN, J.-P. FABRE, P. JOURDHEUIL. — Influence of some factors on the population dynamics of *Apion pisi* L 5

G. PLANTEVIN, P. NARDON. — Histology and modalities of secretion of the midgut of *P. brassicae* and *G. mellonella*. Chronology of epithelial renewals during larval moults and nymphal age of *G. mellonella* 25

Gilberte GUENNELON, Claude SENDER, F. D'ARCIER, H. AUDEMARD. — Perfecting of an artificial rearing medium for larvae of the grape Tortricid, *Lobesia botrana* DEN. et SCHIFF. (*Lepidoptera Tortricidae*) in the laboratory 51

S. POITOUT, R. BUES. — Rearing of several *Lepidoptera Noctuidae* species on rich artificial medium and on simplified artificial medium 76

Technical note

Claude SENDER. — Rearing of the Codling moth on a new artificial non specific medium ... 93

Bibliographical review :

Ph. GRAMET. — Contribution to the study of bird's parental behaviour 97

M. BIRKAN — Alimentary diet of the grey partridge according to the crops and stomacs contents 121

Book reviews 155

Les Annales de Zoologie - Écologie animale figurent dans Current Contents

I. N. 00. 360 15. 5